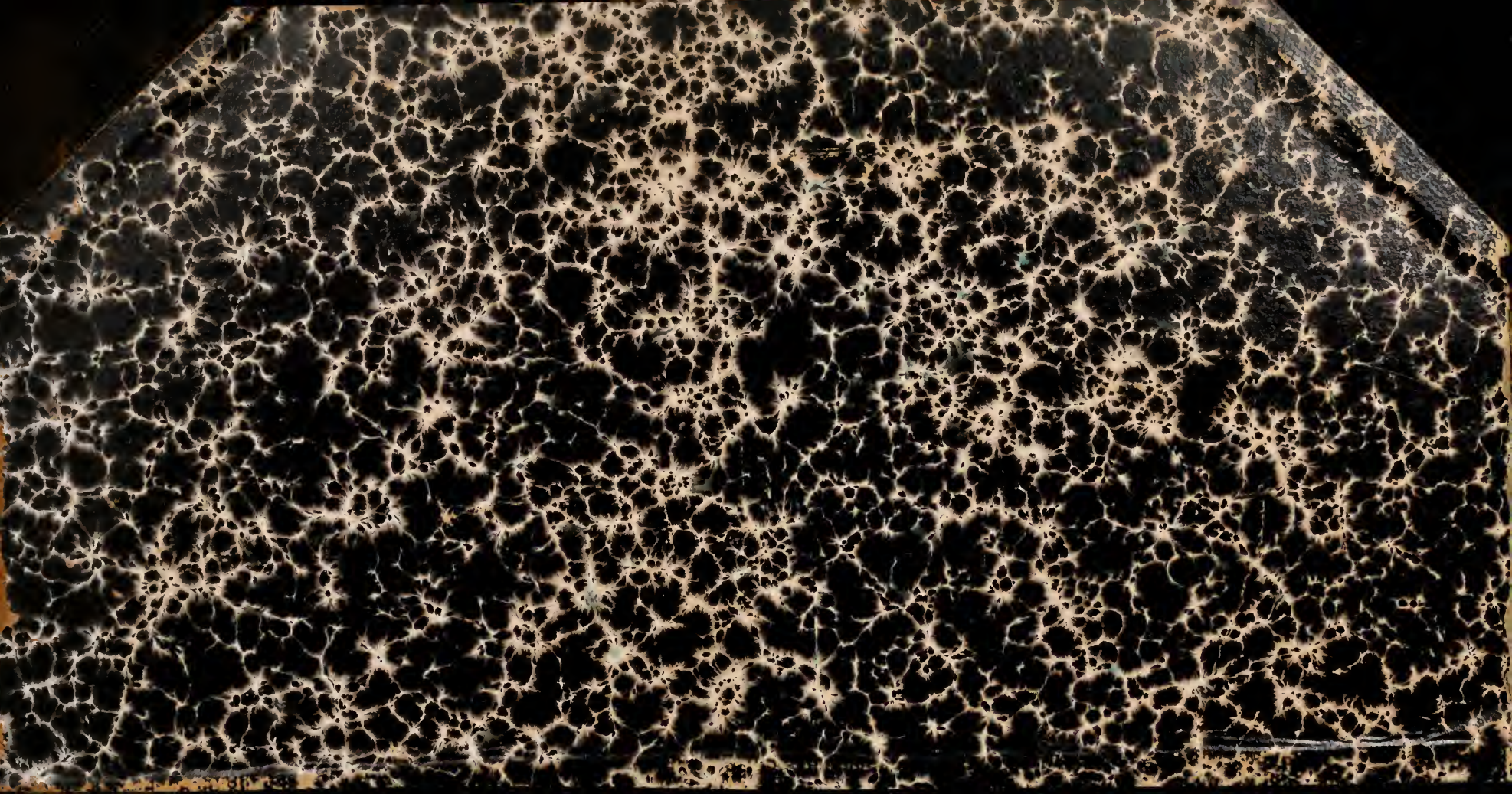


MBL/WHOI
0 0301 0012747 8

DIE

# ZELLE UND DIE GEWEBE.

GRUNDZÜGE

DER

## ALLGEMEINEN ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

### ZWEITES BUCH.

ALLGEMEINE ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE
DER GEWEBE.

VON

**PROFESSOR DR. OSCAR HERTWIG,**

DIREKTOR DES ANATOMISCH-BIOLOGISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN.

MIT 89 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1898.

**Hertwig,** Dr. Oscar, o. ö. Professor der Anatomie und Direktor des II. Anatomischen Instituts an der Universität Berlin, **Die Zelle und die Gewebe.** Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. Mit 168 Abbildungen im Texte. 1892. Preis: 8 Mark.

Inhalt: Erstes Capitel. Die Geschichte der Zellentheorie. Die Geschichte der Protoplasmatheorie. — Zweites Capitel. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle. — Drittes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle. I. Die Bewegungserscheinungen. — Viertes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle. II. Die Reizerscheinungen. — Fünftes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle. III. Stoffwechsel und formative Thätigkeit. — Sechstes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle. IV. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Theilung. — Siebentes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle. V. Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung. — Achtes Capitel. Wechselwirkungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt. — Neuntes Capitel. Die Zelle als Anlage eines Organismus (Vererbungstheorieen).

—— **Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Menschen und der Wirbeltiere.**

Fünfte teilweise umgearbeitete Auflage. Mit 384 Abbildungen im Text und 2 lithogr. Tafeln. 1896. Preis: brosch. 11 Mark 50 Pf., geb. 13 Mark.

—— **Ueber die physiologische Grundlage der Tuberkulinwirkung.** Eine Theorie der Wirkungsweise bacillärer Stoffwechselprodukte. 1891. Preis: 80 Pf.

—— **Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Tierreich.** Vortrag in der ersten öffentlichen Sitzung der 5. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Freiburg i. B. am 18. September 1893 gehalten. Mit 1 Tafel in Farbendruck. 1893. Preis: 1 M. 80 Pf.

—— **Der anatomische Unterricht.** Vortrag beim Antritt der anatomischen Professur an der Universität Jena am 28. Mai 1881. 1881. Preis: 60 Pf.

—— **Zeit- und Streitfragen der Biologie.** Heft I: **Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen.** Mit 5 Textabbildungen. 1894. Preis: 3 Mark. Heft II: **Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux.** 1897. Preis: 4 Mark.

**Boveri,** Dr. Theodor, Privatdocent an der Universität München, **Zellen-Studien.**

Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) Mit 4 lithographischen Tafeln. 1887. Preis: 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris megalocephala (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) Mit 5 lithographischen Tafeln, 1888. Preis: 7 M. 50 Pf. — Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Mit 3 lithographischen Tafeln. 1890. Preis: 4 Mark.

**Haberlandt,** Dr. G., Professor der Botanik in Graz, **Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen.** Mit 2 lithographischen Tafeln. 1887. Preis: 3 Mark 60 Pf.

**Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.** Herausgegeben von Dr. G. Schwalbe, o. Prof. der Anatomie und Direktor des anat. Instituts der Univ. Strassburg i. E. Neue Folge. II. Band. Zwei Abtheilungen. Literatur 1896. Preis: 30 M.

**Korschelt,** E., Prof. in Marburg, und **Heider,** K., Prof. in Innsbruck, **Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere.**

Specieller Teil. Mit 899 Textabbildungen. 3 Hefte. 1890—1893. Preis: 34 Mark.

**Mehnert,** Dr. Ernst, Privatdocent an der Universität Strassburg i. E., **Biomechanik,** erschlossen aus dem Principe der Organogenese. Mit 21 Textabbildungen. 1898. Preis: 5 Mark.

FOOT & STROBEL

# DIE

# ZELLE UND DIE GEWEBE.

GRUNDZÜGE

DER

## ALLGEMEINEN ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

### ZWEITES BUCH.

ALLGEMEINE ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE
DER GEWEBE.

VON

PROFESSOR DR. **OSCAR HERTWIG,**

DIREKTOR DES ANATOMISCH-BIOLOGISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN.

MIT 89 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1898.

# Vorwort.

La science ne consiste pas en faits, mais dans les consequences, que l'on en tire.

CLAUDE BERNARD.

Dem im Jahre 1893 erschienenen ersten Theil meiner allgemeinen Anatomie und Physiologie habe ich den zweiten Theil nicht so bald, als ursprünglich beabsichtigt war, folgen lassen können, wie ich hoffe, nicht zum Schaden des vorliegenden Buches. Denn die fünf Jahre, die seitdem verflossen sind, zeichnen sich gerade durch fruchtbringende Forschungen und Discussionen über Grundfragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie und namentlich über solche aus, welche einen wesentlichen Inhalt dieses Buches ausmachen.

Der Umstand, dass ich selbst in die Discussionen mit verwickelt wurde, ist die eigentliche Ursache der eingetretenen Pause gewesen. Ich habe sie benutzen müssen, um mich in meinen „Zeit- und Streitfragen der Biologie" mit weit verbreiteten Ansichten auseinander zu setzen, mit welchen nach meiner Auffassung viele fundamentale Fragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie nicht in Einklang zu bringen sind.

In der Schrift: „Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen" nahm ich Stellung zum Neu-Darwinismus, wie man häufig die Richtung bezeichnet, welche WEISMANN in zahlreichen Schriften: Ueber Vererbung, über Keimplasma, über Allmacht der Naturzüchtung, über Germinalselection etc., vertritt. In der zweiten Streitschrift: „Mechanik und Biologie" ging ich auf die Entwicklungsmechanik von ROUX ein, welche die „Mosaiktheorie der Entwicklung" als Frucht hervorgebracht hat.

So gehören jene beiden Schriften mit zu den Vorarbeiten für den zweiten Theil des Lehrbuchs. Mit seiner Veröffentlichung glaube ich das Programm erfüllt zu haben, welches ich 1893 im Vorwort zur „Zelle" aufstellte. Ich habe als Ergänzung zu meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte jetzt auch die physiologische Seite des Entwicklungsprocesses, die Entstehung der Gewebe, überhaupt die physiologischen Ursachen der Gewebe- und Organbildung nach den verschiedensten Richtungen erörtert.

Wer den Inhalt der einundzwanzig Capitel übersieht, wird finden, dass das Causalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus, die Gesetze der Arbeitstheilung und der physiologischen Integration,

ferner die äusseren und die inneren Factoren der organischen Entwicklung, die Frage endlich nach der Vererbung neu erworbener Eigenschaften und das biogenetische Grundgesetz eingehend besprochen werden. Hierbei war es überall mein Bestreben, den Organismus der Zelle mit seinen anatomischen und physiologischen Eigenschaften zum Mittelpunkt der Darstellung zu machen und in ihm die Grundlage zum wissenschaftlichen Ausbau einer Entwicklungstheorie zu finden. Daher habe ich auch im Unterschied zur Theorie der Epigenesis, der Pangenesis, der Keimplasma- und Mosaik-, sowie der Idioplasmatheorie meine Anschauungen, welche sich in manchen Zügen von denen anderer Forscher unterscheiden, als die Theorie der Biogenesis bezeichnet, um gleich mit dem Namen die centrale Stellung hervorzuheben, welche in ihr der Organismus der Zelle als die elementare Lebenseinheit der organischen Schöpfung einnimmt.

Eine grosse Fülle von Thatsachen, welche in den Zeitschriften der biologischen und medicinischen Literatur zerstreut sind, habe ich hier zum ersten Male in einer lehrbuchmässigen Darstellung zusammengefasst. Daneben ziehen sich mannigfache theoretische Erörterungen als leitender Faden durch alle Capitel hindurch. In Bezug auf letztere wird vielleicht von manchen Seiten der Vorwurf erhoben werden können, dass sie für ein Lehrbuch eine zu stark ausgeprägte subjective Färbung erhalten haben, und dass in ihnen noch ein Hauch aus den verschiedenen polemischen Erörterungen des letzten Jahrzehnts hindurchzieht.

Auch ich fühle dies, wenn ich als möglichst objectiver Kritiker mich meiner Arbeit gegenüber stelle; finde es aber entschuldbar angesichts der zur Zeit herrschenden Gegensätze, welche ihrer Natur nach nicht zu überbrücken sind, und in Anbetracht des Umstandes, dass es sich um Fragen von allgemeiner und grosser Tragweite handelt, über welche eine bestimmte Meinung sich zu bilden für den biologischen Forscher wichtig ist, welche aber zur Zeit nicht einer Beweisführung, wie viele grundlegende Lehrsätze der Physik und Chemie, zugänglich sind. Auch glaube ich, dass den Vorwurf, den vielleicht Manche erheben, Andere wieder als Vorzug empfinden werden, besonders die grössere Anregung, die eine lebhafter gefärbte Darstellung zur Beschäftigung mit den vorliegenden Problemen gibt.

Jedenfalls aber wird, wie ich hoffe, auch der Leser, welcher den oben besprochenen Tadel erhoben hat, auf der andern Seite anerkennen, dass ich bei allen theoretischen Erörterungen das durch Beobachtung und Experiment gelieferte Thatsachenmaterial als Ausgang und Grundlage benutzt habe, dass ich auf Grund desselben mir in allen Fragen einen eigenen Standpunkt zu bilden bemüht war, und dass ich zum ersten Male Grundfragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie, wichtige Beobachtungen und Experimente, welche in andern Lehrbüchern gewöhnlich keinen Platz finden, zum Gegenstand einer zusammenhängenden, in sich geschlossenen, lehrbuchmässigen Darstellung gemacht habe. Mögen hierdurch dem Studium der allgemeinen Anatomie und Physiologie, welche viele zu kräftiger Entfaltung bereite Keime in sich trägt, Freunde und erfolgreiche Mitarbeiter gewonnen werden.

Berlin, im März 1898.

**Oscar Hertwig.**

# Inhalt.

ZWEITES BUCH.

## Allgemeine Anatomie und Physiologie der Gewebe.


Seite

Erstes Capitel. Uebersicht über die zu lösenden Aufgaben . . . . . 3

Zweites Capitel. Die Individualitätsstufen im Organismenreich . . . . . 5

I. Die organischen Individuen erster Ordnung . . . . . 8

II. Die organischen Individuen zweiter Ordnung . . . . . 9

1. Zellcolonieen . . . . . 10

2. Durch innigen Zellverband entstandene mehrzellige Organismen (Personen) . . . . . 12

a. Syncytien oder Zellfusionen . . . . . 13

b. Der zellige Verband . . . . . 16

III. Die organischen Individuen dritter Ordnung . . . . . 17

1. Stöcke von mehr locker verbundenen Personen . . . . . 18

2. Stöcke von fester verbundenen und zugleich verschieden differenzirten Personen . . . . . 19

Literatur zu Capitel II . . . . . 19

Drittes Capitel. Artgleiche, symbiontische, parasitäre Zellvereinigung . . 20

I. Artgleiche Vereinigung.

Die Lehre von der vegetativen Affinität . . . . . 20

II. Die symbiontische Vereinigung (Symbiose) . . . . . 26

III. Die parasitische Vereinigung . . . . . 30

Literatur zu Capitel III . . . . . 31

Viertes Capitel. Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus 33

I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Contact ihrer Oberflächen . . . . . 33

II. Verbindungen der einzelnen Zellen durch Protoplasmafäden (Intercellularbrücken).

1. Histologische Befunde . . . . . 34

2. Die physiologische Bedeutung . . . . . 40

a. Die Reizleitung durch Protoplasmaverbindungen . . . . . 40

b. Der Stofftransport durch Protoplasmaverbindungen . . . . . 41

III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfibrillen . . . . . 41

IV. Verkehr der Zellen durch die im Organismus circulirenden Säfte . . 41

Literatur zu Capitel IV . . . . . 43

Fünftes Capitel. Das Causalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus. Reiz und Reizwirkung. Maschinenwesen und Organismus . 45

I. Verschiedene Formen der Causalität . . . . . 47

II. Erklärung der Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung und verschiedene Arten derselben . . . . . 48

III. Die Bedeutung der vielen Ursachen . . . . . 52

IV. Unterschiede zwischen Maschinenwesen und Organismus, zwischen Mechanischem und Organischem . . . . . 55

Literatur zu Capitel V . . . . . 57

Seite

Sechstes Capitel. Ueber die Ursachen, durch welche Zellenaggregate in Gewebe und Organe gesondert werden . . . . . 58
I. Die Keimplasmatheorie von Weismann . . . . . 59
1. Einwände gegen die Unterscheidung erbgleicher und erbungleicher Theilung . . . . . 61
2. Bemerkungen zum histologischen System. Unterscheidung untergeordneter und wesentlicher Merkmale . . . . . 62
3. Das Idioplasma erfährt keine Zerlegung, sondern tritt nur in verschiedene Zustände ein . . . . . 65
4. Weitere Beweise für die Ansicht, dass alle Zellen im Organismus Träger der Arteigenschaften sind . . . . . 68
5. Künstliche Hilfshypothesen von Weismann und Roux . . . . . 71
6. Endergebniss . . . . . 73
Literatur zu Capitel VI . . . . . 74

Siebentes Capitel. (Fortsetzung.)
II. Die Theorie der Biogenesis . . . . . 75
1. Erstes Gesetz. Die Wichtigkeit constanter Verhältnisse für die Ausbildung besonderer Functionen und Structuren an den Zellen. (Specifische Energie) . . . . . 76
2. Zweites Gesetz. Die Wichtigkeit der Wechselwirkung mit anderen Zellen für die Ausbildung besonderer Function und Structur in einer Zelle. (Gesetz der physiologischen Arbeitstheilung) . . . . 79
a. Die Arbeitstheilung in der menschlichen Gesellschaft als Vergleichsobject . . . . . 80
b. Die Arbeitstheilung im Zellenaggregat . . . . . 82
3. Drittes Gesetz. Entsprechend dem Grad ihrer Differenzirung wird die einzelne Zelle zu einem unselbständigen und abhängigen Theil einer übergeordneten Lebenseinheit. (Gesetz der physiologischen Integration) . . . . . 85
Ueber die doppelte Stellung der Zelle als Elementarorganismus und als determinirter und integrirter Theil eines übergeordneten, höheren Organismus . . . . . 87
Literatur zu Capitel VII . . . . . 90

Achtes Capitel. Die Theorie der Biogenesis.
I. Die äusseren Factoren der organischen Entwicklung . . . . . 91
1. Die Schwerkraft . . . . . 92
2. Die Centrifugalkraft . . . . . 97
3. Mechanische Einwirkungen von Zug, Druck und Spannung . . . 98
a. Einwirkung auf sich theilende Zellen . . . . . 98
b. Die Bedeutung von Druck und Zug für die Entstehung mechanischer Gewebe . . . . . 100
α) Die mechanischen Einrichtungen bei Pflanzen . . . . . 104
β) Die mechanischen Einrichtungen bei Thieren . . . . . 106
Literatur zu Capitel VIII . . . . . 110

Neuntes Capitel.
Die äusseren Factoren der organischen Entwicklung. (Fortsetzung). 112
4. Das Licht . . . . . 112
5. Die Temperatur . . . . . 119
6. Chemische Reize . . . . . 122
a. Beeinflussung bei Pflanzen . . . . . 123
b. Beeinflussung bei Thieren . . . . . 124
7. Reize zusammengesetzter Art . . . . . 128
8. Organische Reize, die in Einwirkungen zweier Organismen auf einander bestehen . . . . . 132
a. Pfropfung und Transplantation . . . . . 133
b. Pfropfhybride . . . . . 134
c. Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus. Telegonie . . . . . 136
Telegonie . . . . . 138
d. Organismen als Ursachen von Gallen und krankhaften Geschwülsten . . . . . 139
Literatur zu Capitel IX . . . . . 140

Seite

Zehntes Capitel. Die Theorie der Biogenesis.
II. Die inneren Factoren der organischen Entwicklung . . . . . 143
A. Die Correlationen der Zellen während der Anfangsstadien des Entwicklungsprocesses . . . . . 144
Literatur zu Capitel X . . . . . 156
Elftes Capitel.
Die inneren Factoren der organischen Entwicklung. (Fortsetzung.)
B. Die Correlationen der Organe und Gewebe auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus . . . . . 158
Beispiele leicht wahrnehmbarer ausgebreiteter Correlationen bei Pflanzen und bei Thieren . . . . . 158
Eintheilung der Correlationen in einzelne Gruppen . . . . . 162
I. Chemische Correlationen.
a. Chemisch-physikalischer Process der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe . . . . . 163
b. Harnbildung. Niere . . . . . 164
c. Die Leber . . . . . 165
d. Die Schilddrüse . . . . . 166
e. Blutbildung . . . . . 170
2. Mechanische Correlationen (Mechanomorphosen) . . . . . 171
a. Mechanomorphosen activ beweglicher Organe und Gewebe . . 172
b. Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe . . . 173
Literatur zu Capitel XI . . . . . 176
Zwölftes Capitel.
Die inneren Factoren der organischen Entwicklung. (Fortsetzung.)
3. Die Erscheinungen der Regeneration . . . . . 179
4. Die Erscheinungen der Heteromorphose . . . . . 182
Literatur zu Capitel XII . . . . . 187
Dreizehntes Capitel. Verschiedene Zustände und Modificationen der Zellen im vielzelligen Organismus (Hypertrophie, Atrophie, Metaplasie, Hyperplasie, Necrose) . . . . . 189
A. Erste Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äussert sich nur in der Beschaffenheit der Protoplasmaproducte.
1. Die Hypertrophie der Gewebe . . . . . 195
2. Die Atrophie der Gewebe . . . . . 197
3. Functionswechsel. Metamorphose und Metaplasie der Gewebe . . 199
a. Die physiologische Gewebsmetamorphose . . . . . 200
b. Die pathologische Gewebsmetamorphose . . . . . 203
B. Zweite Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äussert sich ausser in der Beschaffenheit der Protoplasmaproducte auch in der Beschaffenheit von Protoplasma und Kern . . . . . 204
4. Wucheratrophie . . . . . 205
5. Hyperplasie . . . . . 206
6. Degeneration und Tod der Zelle (Necrose) . . . . . 206
Literatur zu Capitel XIII . . . . . 208
Vierzehntes Capitel. Die Specificität der Zellen . . . . . 209
Literatur zu Capitel XIV . . . . . 216
Fünfzehntes Capitel. Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und thierischer Form durch die Theorie der Biogenesis . . . . . 217
I. Die Formbildung bei den Pflanzen . . . . . 217
II. Die Formbildung bei den Thieren . . . . . 220
Die Gesetze der thierischen Formbildung . . . . . 222
1. Ungleiches Wachsthum einer Epithelmembran . . . . . 223
2. Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband . . . . . 228
3. Verschiedenartige Differenzirung der Zellen in Folge von Arbeitstheilung . . . . . 229
Literatur zu Capitel XV . . . . . 230
Sechszehntes Capitel. Die Theorie der Biogenesis und das Vererbungsproblem . . . . . 232
I. Vererbung ererbter Eigenschaften. Die Continuität der Generationen 233
Siebzehntes Capitel. (Fortsetzung.)
II. Vererbung neu erworbener Eigenschaften . . . . . 237
III. Rückschlüsse . . . . . 250
Literatur zu Capitel XVI und XVII . . . . . 255

Seite

Achtzehntes Capitel. Die im Organismus der Zelle enthaltenen Factoren des Entwicklungsprocesses . . . . . 257
I. Die in den Specialeigenschaften von Ei- und Samenzelle gegebenen besonderen und mehr untergeordneten Factoren des Entwicklungsprocesses . . . . . 259
II. Ei und Samenfaden als gleichwerthige Träger der Arteigenschaften. Das Idioplasma als innerer Factor des Entwicklungsprocesses . . . 266
a. Erste Periode in der Eientwicklung . . . . . 267
b. Zweite Periode in der Eientwicklung . . . . . 267
c. Die dritte Periode in der Eientwicklung . . . . . 269
Literatur zu Capitel XVIII . . . . . 270

Neunzehntes Capitel. Ergänzende Betrachtungen.
I. Das biogenetische Grundgesetz . . . . . 271
II. Das Princip der Progression in der Entwicklung . . . . . 277
Literatur zu Capitel XIX . . . . . 279

Zwanzigstes Capitel. Historische Bemerkungen über die Stellung der Biogenesistheorie zu anderen Entwicklungstheorieen . . . . . 280
I. Die Theorie der directen Bewirkung. Der Lamarckismus . . . . . 281
II. Die Lehre von der Uebertragung erworbener Eigenschaften auf den Keim. (Die Vererbungstheorie) . . . . . 285

Einundzwanzigstes Capitel. (Fortsetzung.)
III. Die Continuität im Entwicklungsprocess . . . . . 289
A. Die durch Beobachtung festgestellten Thatsachen . . . . . 289
B. Hypothesen über die Continuität im Entwicklungsprocess . . . . 291
Erste Gruppe.
1. Die provisorische Hypothese der Pangenesis von Darwin . . . 291
2. Galton's Theorie vom Stirp . . . . . 292
3. Herbert Spencer's Hypothese von den physiologischen Einheiten 293
4. Die Idioplasmatheorie von Nägeli . . . . . 294
Zweite Gruppe . . . . . 297
Zusammenfassung der Hauptgesichtspunkte der Theorie der Biogenesis 303
Literatur zu Capitel XX und XXI . . . . . 305

Register . . . . . 308

# ZWEITES BUCH.

# ALLGEMEINE ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER GEWEBE.

# ERSTES CAPITEL.

## Uebersicht über die zu lösenden Aufgaben.

Das erste Buch handelte von den allgemeinen fundamentalen Lebenseigenschaften der Zelle in anatomischer und in physiologischer Beziehung. Die Zelle wurde als ein in sich abgeschlossener Elementarorganismus betrachtet. Von diesem Gesichtspunkte aus wurden ihre chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften studirt; die Bewegungserscheinungen und die Reizbarkeit des Protoplasmas, sein Stoffwechsel und seine formative Thätigkeit, endlich die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Theilung und ihre sexuelle Affinität, die zur Besprechung der Morphologie und Physiologie des Befruchtungsprocesses Veranlassung gab.

Nun führt aber die Zelle in der Natur nur in den wenigsten Fällen ein Leben als Organismus für sich, nämlich nur in den Fällen, wo es sich um die niedrigsten, einzelligen Lebewesen, oder in den Fällen, wo es sich um die allerersten Entwicklungsstufen der vielzelligen Organismen, um Eier und um Samenfäden, handelt. In allen anderen Fällen tritt uns die Zelle nur als ein untergeordneter und daher unselbständiger Theil einer höheren, zusammengesetzteren Organisation entgegen. Die Zelle hat ihre Selbständigkeit als elementares Lebewesen verloren; sie wird, je höher Thier und Pflanze organisirt sind, in ihren Lebensäusserungen auch noch durch ihre vielerlei Beziehungen im vielzelligen Organismus, von welchem sie ein Theil geworden ist, bestimmt oder determinirt. In diesem Process offenbart sich uns erst das organische Leben in seinem ganzen Reichthum und führt zu Leistungen, die uns in ihrer höchsten Vollendung schliesslich im menschlichen Organismus entgegentreten, in dessen complicirten Lebensäusserungen materieller und geistiger Natur die Physiologie nur die combinirte Wirkung zahlloser kleiner, einander neben- und untergeordneter, zu einer höheren Lebenseinheit verbundener Elementarzellen erblickt. Die Zelle selbst aber erscheint uns bei diesem Process in zahllosen neuen, unendlich verwickelten Beziehungen, welche bisher unberücksichtigt gelassen wurden.

Indem unsere Untersuchung somit von der Zelle, die im ersten Buch als Elementarorganismus betrachtet wurde, zu den in bestimmte Verbände eingetretenen Elementartheilen fortschreitet, erweitert sich

die Zellenlehre zur Gewebelehre, welche den Gegenstand dieses zweiten Buches bildet. Denn unter einem Gewebe verstehen wir eine Vielheit zu gemeinsamer Function zusammengeordneter Zellen.

Die hier zu lösende Aufgabe sondert sich ganz naturgemäss in zwei Hauptabschnitte.

Der erste Hauptabschnitt hat sich mit den allgemeinen Beziehungen zu beschäftigen, welche durch die Zusammenordnung der Zellen zu Theilen eines höheren Ganzen geschaffen werden: mit der Lehre von den verschiedenen organischen Individualitätsstufen, mit den Mitteln, durch welche die Zellen in den höheren Einheiten zusammengehalten und in Abhängigkeit von einander gebracht werden, mit den äusseren und inneren Factoren der organischen Entwicklung, mit dem Gesetz der Arbeitstheilung und Differenzirung, mit den Gesetzen und Erscheinungen des Wachsthums und der Formbildung, mit dem Problem der Vererbbarkeit erworbener Charaktere; schliesslich mit der Definition der Begriffe Gewebe und Organe.

Es werden bei diesen Erörterungen die schwierigsten Fragen der organischen Entwicklung berührt werden, welche in den letzten Jahren von mehreren Forschern auf das Lebhafteste discutirt, aber in sehr entgegengesetztem Sinne beantwortet worden sind. Ich selbst habe an den wissenschaftlichen Debatten regen Antheil genommen und in den meisten Fragen meinen Standpunkt schon scharf präcisirt. In Fragen, über welche ich mich bisher nicht geäussert habe, wird dies jetzt geschehen. So wird der zweite Theil meiner allgemeinen Anatomie und Physiologie eine Theorie der organischen Entwicklung enthalten. Ich nenne sie die Theorie der Biogenesis, da sie sich in vielen Punkten, besonders aber in der Art der Beweisführung und Darstellung, von ähnlichen Theorieen meiner Vorgänger, von der Theorie der Epigenesis, der Pangenesis, der Keimplasmatheorie etc. bald mehr, bald minder wesentlich unterscheidet. Wie ich schon bei verschiedenen Gelegenheiten bemerkt habe, hängt mit der weiteren wissenschaftlichen Ausbildung der allgemeinen Anatomie und Physiologie der Zelle auch die weitere Ausbildung der allgemeinen Entwicklungstheorie auf das engste zusammen.

Der zweite Hauptabschnitt endlich hat die specielle Gewebelehre oder das System der Gewebe zu seinem Gegenstand. Er hat von den zahlreichen Kategorieen von Geweben zu handeln, die sich nach dem Gesetz der Arbeitstheilung und Differenzirung im Körper der vielzelligen Organismen in Anpassung an die verschiedensten Lebenszwecke gebildet haben. Jedes Gewebe wird hierbei von drei Gesichtspunkten aus besprochen werden, nämlich im Hinblick auf seine besondere Structur, auf seine Entstehung aus der indifferenten Zelle und auf seine Function. Bei jedem Gewebe ist somit auf seine Anatomie, auf seine Entwicklungsgeschichte und auf seine Physiologie einzugehen.

## ZWEITES CAPITEL.

## Die Individualitätsstufen im Organismenreich.

Unter pflanzlichem und thierischem Individuum versteht man in physiologischer Hinsicht eine Lebenseinheit, die, nach aussen abgegrenzt, sich selbst zu erhalten im Stande ist, weil sie mit den Grundfunctionen des Lebens, die im ersten Buch besprochen wurden, ausgerüstet ist, mit der Function, sich zu ernähren und zu wachsen, sich fortzupflanzen, gegen Reize der Aussenwelt irritabel zu sein und auf sie in verschiedener Art zu reagiren. So unendlich verschieden auch sonst die organischen Individuen von einander sein mögen, hierin stimmen sie alle überein, von der einfachsten Amöbe bis zum höchsten Wirbelthiere.

In morphologischer Hinsicht dagegen bieten uns die organischen Individuen die allergrössten Verschiedenheiten dar. Hier sehen wir einfache Zellen als selbständige Organismen leben, dort sind viele unter einander zu einem zusammengesetzten Lebewesen, zu vielzelligen Pflanzen und Thieren verbunden, und wieder in anderen Fällen sehen wir Thiere, die uns in vielen Arten im System als selbständige Lebenseinheiten begegnen, in einigen Fällen abermals zu höheren Lebenseinheiten, zu Thierstöcken, in mannigfacher Weise vereint. So bietet uns das Organismenreich gewissermaassen eine Stufenfolge niederer und höherer organischer Individualitäten dar, oder in anderen Worten: die zahllosen organischen Individuen lassen sich wieder in Individuen niederer und höherer Ordnung eintheilen.

Die einzelnen Individualitätsstufen stehen in einer ganz bestimmten gesetzmässigen Beziehung zu einander. Organische Formen, welche uns auf der niedersten Individualitätsstufe als selbständige Lebenseinheiten, als einzellige Pflanzen und Thiere, bekannt geworden sind, ausgerüstet mit allen Eigenschaften zum Leben, begegnen uns auf der nächsthöheren Stufe wieder, aber jetzt nur als untergeordnete und daher unselbständig gewordene Theile einer höheren und zusammengesetzteren Lebenseinheit; diese besitzt zwar alle Bedingungen zum Leben, ihre Theile aber sind, losgetrennt vom Ganzen, sehr häufig nicht mehr für sich lebensfähig. Es sind Formeinheiten, die anatomisch selbständig existirenden Lebewesen, einzeln lebenden Zellen, sehr ähnlich sein können, trotzdem aber, da sie sich nicht mehr als

selbständig und existenzfähig erweisen, nicht mehr dem Begriff entsprechen, welchen wir oben mit dem Wort „Individuum" verbunden haben.

Aus diesem Grunde sind mehrere Forscher veranlasst worden, zwei verschiedene Arten des Individualitätsbegriffes aufzustellen: das physiologische und das morphologische Individuum. Ersteres ist ein selbständiges Lebewesen nach der oben gegebenen Definition; letzteres dagegen ist eine Formeinheit, welche zwar morphologisch, das heisst nach Aussehen, Structur und Zusammensetzung, einem physiologischen Individuum gleicht, aber nicht in physiologischer Beziehung; denn es stellt keine selbständige Lebenseinheit mehr dar; es ist als ein abhängiger Theil in eine höhere physiologische Individualität eingegangen oder mit anderen Worten zu einem anatomischen Element derselben geworden.

An der hier gegebenen schärferen Fassung des Individualitätsbegriffes, über welchen sich in der Literatur so viele abweichende Darstellungen vertreten finden, soll im Folgenden festgehalten werden. Wir werden dann den Individualitätsbegriff auf manche Theile nicht anwenden dürfen, für welche er in anderen Lehrbüchern gebraucht worden ist. So führt zum Beispiel Haeckel in seiner generellen Morphologie als morphologische Individuen zweiter Ordnung die Organe auf, die Zellfusionen, Gewebe, Organsysteme und Apparate, als Individuen dritter Ordnung die Antimeren oder Gegenstücke eines Körpers, als Individuen vierter Ordnung die Metameren oder Folgestücke.

Nach unserer Definition können derartige Theile nicht mehr unter den Individualitätsbegriff fallen. Denn was man für gewöhnlich ein Organ, ein Antimer, ein Metamer nennt, ist in keiner Weise irgend einer Art der im System vorkommenden physiologischen Individuen vergleichbar. Es sind Bildungen sui generis. Organische Individuen, seien es physiologische oder anatomische, können nur auf dem Wege der Zeugung entweder durch Theilung oder Knospung ihren Ursprung nehmen. Organe, Metameren und Antimeren aber entstehen durch einen Sonderungs- oder Differenzirungsprocess innerhalb einer individualisirten Zellenmasse. Die gegliederten Würmer, die Arthropoden, und Wirbelthiere stehen daher auf keiner höheren Individualitätsstufe als die sogenannten einmetamerigen Thierformen (Würmer, Mollusken etc.), denn sie sind keine Aggregate von solchen. Was sie über jene erhebt, ist nur durch eine grössere Differenzirung ihrer verschiedenen Organsysteme hervorgerufen.

Allerdings kann es vorkommen, dass sich ein Organ von einem Organismus abtrennen und ihn längere Zeit überleben kann. Als Beispiel hierfür wird so häufig der bekannte Hectocotylus aufgeführt, welcher in früherer Zeit für das rudimentäre Männchen eines Tintenfisches gehalten wurde, aber nichts Anderes ist als der abgelöste und kriechend sich fortbewegende Arm eines solchen. Nach unserer Definition ist der Hectocotylus nur ein während kürzerer Zeit überlebender Theil eines Organismus; er ist kein eigenes physiologisches Individuum, da ihm die wichtigste Eigenschaft eines solchen, sich dauernd selbst zu erhalten, fehlt: denn er kann weder sich durch Nahrungsaufnahme ernähren, noch sich durch Fortpflanzung vermehren.

Desgleichen können wir nicht der eigenartigen Fassung, welche Huxley dem Individualitätsbegriff zu geben versucht hat, das Wort reden. Um Schwierigkeiten, die bei der Bestimmung der Individualität in manchen Fällen entstehen, zu vermeiden, hat Huxley vorgeschlagen, als das organische Individuum schlechtweg die Summe aller Formen zu bezeichnen, welche aus einem befruchteten Ei hervorgehen können.

Nach Huxley's Definition kann das Individuum zwar in vielen Fällen ein concretes Einzelwesen sein und so dem entsprechen, was man für gewöhnlich darunter versteht, wie bei den Wirbelthieren, bei welchen aus dem Ei ein einziger Organismus entsteht, der wieder Zeugungsproducte hervorbringt. In anderen Fällen aber setzt sich das Huxley'sche Individuum aus vielen Einzelgrössen zusammen, die theils neben, theils nach einander existiren; es ist also gar kein einheitlicher Körper, sondern eine Summe unter den gemeinsamen Begriff der Abstammung gebrachter Einzelwesen. Das ist zum Beispiel stets der Fall, wenn aus dem befruchteten Keim, wie so häufig, ein Organismus entsteht, der sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrt. Dann findet das Huxley'sche Individuum seine Vollendung und seinen Abschluss erst von dem Moment, wo im Leben der Art wieder Geschlechtsproducte von dem Organismus gebildet werden.

So bezeichnet, um ein Beispiel zu geben, Huxley 1) die aus einem befruchteten Medusenei hervorgehende Polypenform, 2) die von ihr auf ungeschlechtlichem Wege abstammenden, mehr oder minder zahlreichen Polypen- und 3) die zum Schluss auftretende Medusenform, die endlich wieder Eier und Samen producirt, als das organische Individuum katexochen. Man hat es auch, weil es, wie in obigem Beispiel, aus einer Folge durch Zeugung aus einander hervorgehender Formen zusammengesetzt ist, als das genealogische Individuum, und die Fassung, welche Huxley dem Individualitätsbegriff gegeben hat, als die genealogische bezeichnet.

Wir halten es nicht für wünschenswerth, den Begriff des Individuums in dem Huxley'schen Sinne zu fassen, was so vollständig der gewöhnlichen Sprech- und Denkweise widerspricht. Uns scheint es viel empfehlenswerther, zur Bezeichnung der genealogischen Verhältnisse, deren begriffliche Zusammenfassung wir mit Huxley allerdings für nothwendig halten, das Wort Zeugungskreis zu gebrauchen, wie es bereits von vielen Forschern und so auch schon im ersten Theil dieses Werkes (S. 202, 238) geschehen ist. Wir sind mit Spencer der Ansicht, dass es unstatthaft ist, das Wort „Individuum" auf eine Anzahl gesondert lebender Körper anzuwenden. „Es steht, wie Spencer bemerkt, ein solcher Sprachgebrauch vollständig im Widerspruch mit der Vorstellung, welche dieses Wort gewöhnlich in uns hervorruft. Es würde Jedem zum Mindesten sonderbar erscheinen, wenn man die zahllosen Massen von Anacharis Alsinastrum, die innerhalb weniger Jahre in unseren Flüssen, Canälen und Sümpfen gewachsen sind, alle als Theile eines einzelnen Individuums bezeichnen wollte; und trotzdem müssten sie so bezeichnet werden, wenn wir die Huxley'sche Definition annehmen wollten, da die Pflanze in England keinen Samen erzeugt und die zahllosen Massen derselben einfach durch discontinuirliche Ausbildung entstanden sind."

Nach dieser allgemeinen Auseinandersetzung über die Fassung des Individualitätsbegriffes soll auf die einzelnen drei Stufen, zu denen sich im Organismenreich die Individualität entwickelt hat, noch etwas genauer eingegangen werden.

## I. Die organischen Individuen erster Ordnung.

Die Zellen sind die elementaren Einheiten des ganzen Organismenreichs. Die unzähligen Arten von Pflanzen und Thieren, die uns bekannt sind, verharren entweder dauernd auf der Stufe einzelner Zellen, oder sie treten uns wenigstens stets am Anfang ihrer Entwicklung in der Form einer Zelle entgegen. So viele Species die Systematik in der Organismenwelt unterscheiden mag, so viele specifisch unterschiedene Zellen oder so viele Species von Zellen, so viele **Artzellen** muss es geben, verschieden von einander in ihrem stofflichen Aufbau, in ihrer micellaren Structur.

Wie schon in dem Abschnitt: Die Zelle als Anlage eines Organismus (Buch I S. 267) angedeutet wurde, müssen die specifischen Charaktere, durch welche sich zwei Säugethiere oder zwei Vögel von einander unterscheiden, in der Eizelle bereits der Anlage nach vorhanden sein. Wird ein Hühner- und ein Entenei in derselben Brutmaschine gleichzeitig bebrütet, so entsteht unfehlbar nach bestimmter Zeit aus jenem ein Hühner- und aus diesem ein Entenküchlein. Da beide Eier sich gleichzeitig unter genau den gleichen Bedingungen entwickeln, so muss der zureichende Grund für die zu Tage tretenden Speciesunterschiede schon in der unbebrüteten Eizelle nothwendiger Weise gegeben sein. Doch dürfen wir bei unserem logischen Schluss nicht in den oft gemachten Fehler verfallen, dass wir alle in der ausgebildeten Huhn- und Entenspecies wahrnehmbaren unzähligen Unterschiede einfach in die Eizellen zurückverlegen und zu einem kleinen Miniaturbild zusammenschachteln. Vielmehr ist hierbei nicht zu übersehen, dass die ganze Entwicklung eines Vogels sich in eine unendliche Stufenfolge aus einander hervorgehender und sich Schritt für Schritt complicirender Processe zerlegen lässt, und dass schon wenige und kleine Unterschiede zweier Anlagen am Anfang des Processes dadurch, dass sie sich millionen- und milliardenfach in nothwendig gesetzmässiger Weise lawinenartig anwachsend summiren, zum Grund für zahlreiche und grosse Unterschiede in den Endresultaten werden können.

Nägeli, Hering und Wigand haben sich eines Gleichnisses bedient, um den Unterschied zwischen den Verschiedenheiten der Eizellen und den Verschiedenheiten der aus ihnen entstehenden Species zu versinnbildlichen; sie haben dazu die Natur der krummen Linien gewählt. „Ihre analytischen Formeln enthalten die nämlichen Bestandtheile; geringe Veränderungen in der Formel bringen bald eine andere Linie der nämlichen Art, bald eine specifisch verschiedene Linie hervor. Ihre Anfänge, d. h. kurze Abschnitte der ganzen Bewegung, sind einander äusserst ähnlich und dem Auge kaum unterscheidbar; aber sie sind verschieden im Princip, und wenn sie verlängert werden, so treten ihre Verschiedenheiten immer deutlicher hervor, und die Linien geben sich als Kreis, Ellipse, Hyperbel, Parabel u. s. w. zu erkennen.

Auch darin stimmen diese geometrischen Figuren mit den Pflanzenarten überein, dass, wenn wir in einer complicirten Formel gewisse Grössen verschwinden lassen, daraus eine einfachere Linie entsteht; auf ähnliche Weise unterscheidet sich die Pflanzenart einer höheren Stufe von derjenigen einer tieferen Stufe dadurch, dass bei jener ein Element vorhanden ist, welches bei dieser mangelt, dass im einzelligen Zustande bei jener gewisse Differenzen wirksam werden, welche bei dieser Null sind." (Nägeli, l. c. S. 67.)

In der Form des Elementarorganismus oder der **„Artzelle"** sehen wir daher die specifischen Eigenschaften der organischen Species in ihre einfachste Formel gebracht, freilich in eine Formel, welche für den Forscher zur Zeit noch nicht zu entziffern ist. Doch dürfte wohl der Schluss nahe liegen, dass die feinere, in ihrem micellaren Aufbau begründete Organisation der Zelle bald einfacher, bald mehr oder minder zusammengesetzt, eventuell sogar ausserordentlich zusammengesetzt sein wird, je nachdem die Organismenspecies, die durch sie repräsentirt wird, einen einfacheren oder höheren Entwicklungsgang einschlägt. Eine Algen- oder Pilzzelle, die nur wieder isolirt lebende oder zu Fäden oder anderen einfachen Gestalten verbundene Algen- und Pilzzellen in ihrem Entwicklungscyclus hervorbringt, wird in ihrer Organisation tief unter Zellen stehen, die zum Ausgangspunkt für den Entwicklungscyclus einer höheren Pflanze, geschweige eines höheren Thieres dienen.

Indem im Organismenreich alles Leben von der „Artzelle" ausgeht, ein jeder Entwicklungsprocess mit ihr beginnt und wieder zu ihr zurückführt, bildet sie die allgemeinste und wichtigste Form, in der sich das organische Leben äussert, das organische Individuum einfachster Art. Durch den Zusatz einfachster Art soll natürlich nicht ausgeschlossen sein, dass nicht die Zelle selbst noch in einfachere Lebenseinheiten zerlegbar sei; haben wir doch selbst schon im ersten Buch (S. 272, 286) die Perspective angedeutet, dass solches in Zukunft wahrscheinlich noch gelingen wird, und dass jetzt schon in dem Zelleninhalt sich kleinere, durch Theilung sich vermehrende Stoffeinheiten nachweisen lassen. Doch können wir solche so lange nicht als selbständige Elementarorganismen bezeichnen, als nicht der Nachweis geführt ist, dass sie auch ausserhalb der Zelle lebensfähig sind oder wenigstens sich selbständig lebenden Organismen vergleichen lassen, die einfacher als Zellen sind und im organischen Entwicklungsprocess als die Vorstufen von ihnen betrachtet werden müssen. Da es aber auf diesem Gebiete zur Zeit an jedem auf Erfahrung beruhenden Anhalt fehlt, so muss die empirische Forschung die Zelle als die einfachste elementare Form des Lebens hinnehmen.

## II. Die organischen Individuen zweiter Ordnung.

Das System des Organismenreichs lehrt uns Vereinigungen von Zellen in der mannigfachsten Art kennen. Die sich hier darbietenden zahllosen Formen kann man in zwei Gruppen eintheilen: in lose Verbände oder Zellcolonieen und in feste, innige Vereinigungen mit mehr oder minder weit durchgeführter

Arbeitstheilung zwischen den einzelnen Elementarindividuen erster Ordnung. Beide Gruppen sind durch Uebergangsformen unter einander verknüpft, so dass es zuweilen im einzelnen Fall schwer ist zu entscheiden, zu welcher der beiden Gruppen man eine Form hinzurechnen soll.

### 1. Zellcolonieen.

Zellcolonieen finden sich innerhalb der Ordnungen der niederen Algen, der Flagellaten, der Infusorien etc.

Bei den Algen liegen die einzelnen Zellen in einem Mantel von Gallerte eingehüllt bald weiter aus einander, bald sind sie dichter zusammengerückt; je nach der Art sind sie in Reihen hinter einander angeordnet (Nostochinae) oder in der Fläche zu einem Netz (Hydrodictyon, Pediastrum) oder zu mehr oder minder kugeligen Massen (Volvocineen) vereinigt (Fig. 1). In manchen Fällen sind die einzelnen Zellkörper ganz von einander gesondert, von der verbindenden Gallerte

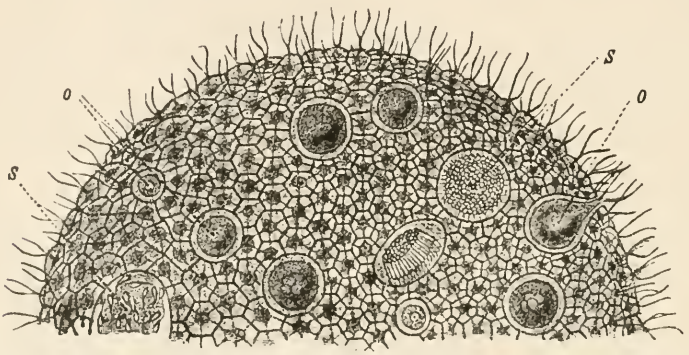



**Fig. 1. Volvox globator, geschlechtliche hermaphroditische Colonie.** Nach Cienkovsky und Bütschli combinirt und etwas schematisirt. Nach Lang. *S* Männliche Gameten (Spermatozoen). *O* Weibliche Gameten (Eier).

abgesehen, in anderen Fällen wieder hängen sie durch einzelne feine Protoplasmafäden unter einander zusammen oder berühren sich mit ihren Oberflächen unmittelbar. Zu gewissen Perioden trennen sich bei vielen Species die einzelnen Elementartheile als Fortpflanzungskörper vollständig von einander, indem die Colonie aufgelöst wird.

Bei Vergleichung verwandter Arten kann man den Uebergang von loseren zu festeren Vereinigungen auf das Deutlichste beobachten. Als ein derartiges Beispiel gibt Nägeli, welcher sich mit dem Studium der niederen Algen so eingehend beschäftigt hat, die in Figur 2 wiedergegebene bildliche Darstellung *a* einer Chroococcacee, *b* einer Nostochacee und *c* einer Oscillariacee je in 4 auf einander folgenden Generationen *I, II, III, IV.*

„Bei den Chroococcaceen (*a*) können die Zellen, nachdem sie sich von einander losgelöst haben, sich im Wasser zerstreuen oder durch Gallerte in geringer Entfernung von einander festgehalten werden. Bei den Nostochaceen (*b*) sind die mehr oder weniger kugeligen Zellen nur mit einer kleineren Stelle der Oberfläche, bei den Oscillariaceen (*c*) sind die cylindrischen Zellen mit den ganzen Endflächen verbunden.“ Zu diesem Beispiel bemerkt Nägeli, dass man bei den

niederen Algen „oft in Zweifel gerät, ob man ein mehrzelliges Gebilde als eine Colonie einzelliger Individuen oder als ein mehrzelliges Individuum ansprechen soll".

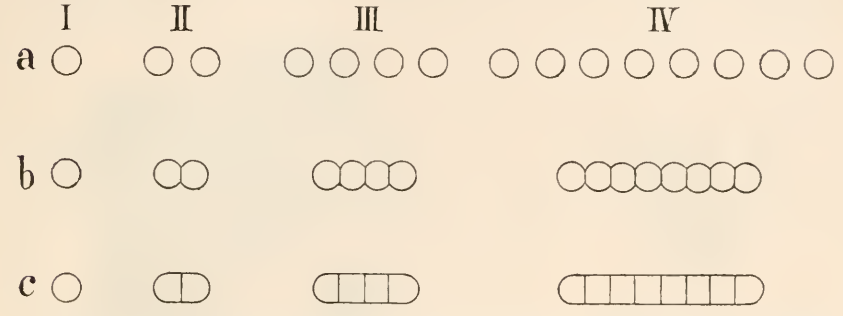



**Fig. 2.** Schematische Darstellung *a* einer Chroococcacee (Gloeothecee oder Synechococcus), *b* einer Nostochacee und *c* einer Oscillariacee, je in vier auf einander folgenden Generationen *I, II, III, IV*. Nach Nägeli Fig. 14.

Losen Vereinigungen begegnet man zuweilen auch bei den Rhizopoden, bei Flagellaten und bei Infusorien. Ich erinnere an die von Richard Hertwig beschriebene Mikrogromia socialis (Fig. 3), eine kleine, in eine Schale eingeschlossene Monothalamie, die mit anderen Individuen gleicher Art durch ihre sich verzweigenden Pseudo-

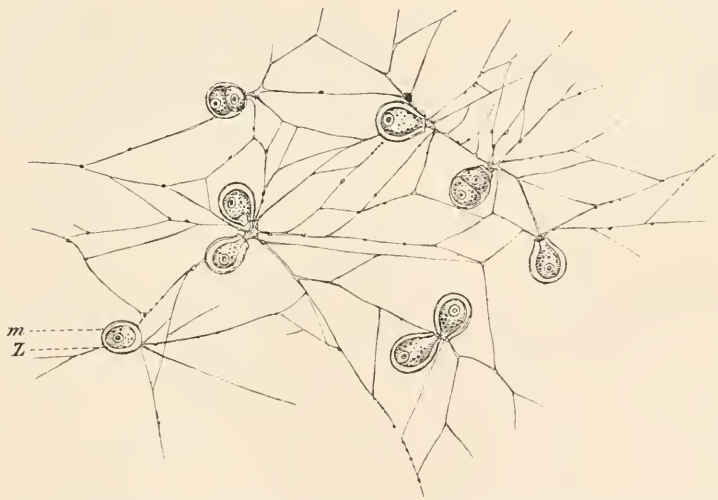



**Fig. 3. Eine Colonie von Mikrogromia socialis in ausgebreitetem Zustand.** Nach Richard Hertwig. Ein Theil der Individuen (*aa*) ist durch Quertheilung in zwei Theilstücke zerfallen; *b* und *b* zwei mit ihren Pseudopodienstielen zusammenhängende Individuen.

podien bald zu kugeligen Haufen, bald mehr zu Netzen verbunden ist. Ich erinnere an manche Infusorienarten, welche eine weiche reichliche Gallerte abscheiden, in welcher die durch Theilung entstehenden Generationen zu grösseren, meist kugeligen Colonieen verbunden bleiben.

Eine andere Art colonialer Vereinigung kommt wieder dadurch zu Stande, dass manche Flagellaten und Infusorien mit einem Körperende in einen langen contractilen Stiel übergehen, durch welchen sie an eine Unterlage befestigt sind. Wenn sie sich durch Theilung vermehren, bleiben bei vielen Arten die Tochter- und Enkelzellen an

Fig. 4. **Codonocladium umbellatum. Eine coloniale Flagellate** nach Stein aus R. Hertwig.

Fig. 5. **Epistylis umbellaria.** Nach Graeff aus R. Hertwig.

Theil einer in „knospenförmiger Conjugation" begriffenen Colonie. *r* Die durch Theilung entstandenen Mikrosporen. *k* Mikrogameten in Conjugation mit den Makrogameten.

dem Stielende verbunden (Fig. 4). Oder es entstehen baumförmig verzweigte Colonieen (Fig. 5), zusammengesetzt aus einem contractilen Hauptstamm, von welchem dichotom sich theilende Nebenäste ausgehen, an deren Enden die einzelnen Individuen wie Beeren an den Stielen einer Traube ansitzen. Solche Colonieen sehen äusserlich manchen Hydroidpolypenstöckchen ausserordentlich ähnlich.

### 2. Durch innigen Zellverband entstandene mehrzellige Organismen (Personen).

Wie schon oben bei den Algen bemerkt wurde, führen von den losen Zellaggregaten alle möglichen Uebergänge zu festeren Verbänden, die einen mehr einheitlichen Charakter tragen. Während wir in den oben beschriebenen Fällen (Fig. 1—5) mehr geneigt sind, den Verband als Colonie vieler einzelliger Individuen zu bezeichnen, sind wir bei den jetzt zu betrachtenden Formen nicht im Zweifel, den Verband als ein einziges mehrzelliges Individuum aufzufassen. Bei jenen sehen wir in physiologischer Hinsicht mehr die Vielheit, bei diesen mehr die Einheit der zusammengeschaarten Zellenmassen in den Vordergrund treten, wodurch unser Urtheil über die Individualität des Aggregats bestimmt wird.

Auch hier kommen indessen wieder zwei Verschiedenheiten zum Vorschein; auf der einen Seite finden wir vollständige Verschmelzung der Zellen, so dass jede Abgrenzung zwischen ihnen verloren gegangen ist, auf der anderen Seite bleiben die Zellen von einander durch deutliche Grenzen gesondert und sind nur meist bis zu unmittelbarer Berührung dicht aneinander gelagert. Im ersten Fall bestehen

die Organismen aus einer bald kleineren, bald grösseren Protoplasmamasse, in welcher zahlreiche Kerne, zuweilen viele hunderte und tausende, in regelmässigen Abständen vertheilt sind. Man hat ein solches Gebilde ein Syncytium oder eine Zellenfusion genannt.

### a) Syncytien oder Zellenfusionen.

Syncytien können in zweierlei Weise entstehen. In selteneren Fällen sind es kleine, einkernige, amöboide Zellen, welche in grösserer Anzahl zusammentreten und mit ihren Protoplasmaleibern verschmelzen, während sich die Kerne getrennt erhalten. Als Beispiel sei die Entwicklung der Myxomyceten angeführt (Fig. 6). Aus den Sporen derselben (*a* und *b*) kriechen kleinste, einkernige Amöben (*c*) hervor und wandeln sich bald in Schwärmzellen (*d*) um, die sich eine Zeit lang mit Geisseln im Wasser fortbewegen. Die Schwärmerzellen gehen darauf wieder, indem sie die Geisseln einziehen, in einen amöboiden Zustand über und beginnen hierbei bald in grösserer Anzahl unter einander zu kleinen vielkernigen Plasmodien (*e*) zu verschmelzen. Diese nehmen auf dem Wege der Ernährung an Grösse allmählich zu und können ansehnliche Dimensionen (*f*) erreichen. Dabei findet unausgesetzt eine Vermehrung der Kerne durch Theilung statt.

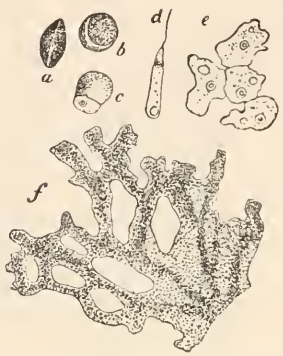



**Fig. 6. Chondrioderma difforme.** Nach Strasburger.

*f* Theil eines älteren Plasmodiums. *a* Trockene Spore. *b* Dieselbe im Wasser quellend. *c* Spore mit austretendem Inhalt. *d* Zoospore. *e* Aus Umwandlung der Zoospore hervorgegangene Amöben, die sich zum Plasmodium zu vereinen anfangen. (Bei *d* und *e* Kern und contractile Vacuolen zu sehen.)

Am häufigsten indessen entstehen vielkernige Protoplasmakörper nicht durch Verschmelzung zahlreicher, von Haus aus getrennter Einzelindividuen, sondern leiten sich von einem einzigen einkernigen Keim einfach in der Weise her, dass sich sein Kern durch häufig wiederholte Zweitheilung in 2, 4, 8, 16 Kerne und so weiter vermehrt. Hierbei erfährt das Protoplasma keine Zerlegung in eine entsprechende Anzahl von Stücken; es nimmt nur mit der Vermehrung der Kerne an Masse allmählich zu.

Es lässt sich darüber streiten, ob man eine vielkernige Protoplasmamasse als eine einzige Zelle mit vielen Kernen oder als Aequivalent eines vielzelligen Organismus beurtheilen soll. Bei der Rolle, welche nach unserer Auffassung der Kern im Zellenleben spielt, ist wohl die zweite Auffassung die richtigere. Wenn in einer Zelle die Kernsubstanz durch den complicirten Process der Kernsegmentirung in zwei gleiche Hälften zerlegt worden und wieder in den Ruhezustand zweier Bläschen übergegangen ist, dann ist die Zelltheilung der Hauptsache nach beendet, und es ist von einer mehr nebensächlichen Bedeutung, ob an die Kerntheilung sich noch die Zerlegung des Protoplasmakörpers sofort oder einige Zeit später oder gar nicht anschliesst. Lehrreich in dieser Beziehung ist die erste Entwicklung des Insecteneies. Während sich die thierischen Eier gewöhnlich durch den Furchungsprocess in 2, 4, 8 u. s. w. Zellen sondern, bleibt das

Insectenei eine zusammenhängende einzige Dottermasse, in welcher sich nur ihr Kern in 2, 4, 8 und schliesslich in Hunderte von Kernen vermehrt. Erst nach einiger Zeit zerfällt dann plötzlich die vielkernige Dottermasse in so viel Stücke, als vorher Kerne in ihr gebildet worden waren. Es liegt hier auf der Hand, dass das anscheinend einfache Ei nicht mit einem Schlage in eine vielzellige Bildung umgewandelt worden ist. Vielmehr war es schon vorher potentia vielzellig und hat mit Ausnahme der Protoplasmazerklüftung genau alle die einzelnen Schritte zurücklegen müssen wie ein Ei, bei dem Kerntheilung und Zelltheilung sich zusammen gleichzeitig vollziehen. Genau in derselben Weise wie das vielkernige Insectenei

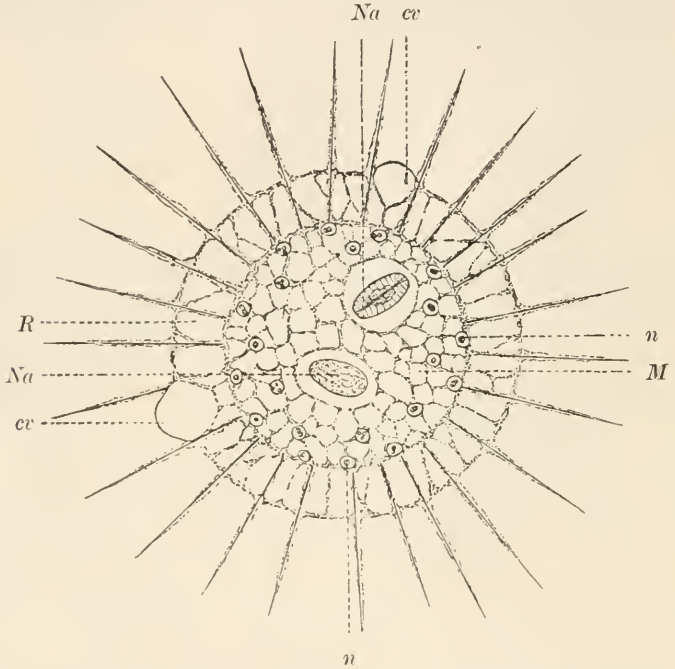



**Fig. 7. Actinosphaerium Eichhornii.** Nach R. Hertwig, Zoologie. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*). *R* Rindensubstanz mit contractilen Vacuolen (*cv*). *Na* Nahrungskörper.

ist ein vielkerniges Plasmodium einer Myxomycete potentia vielzellig. Denn wenn es in einen Fruchtkörper sich umwandelt, zerfällt es in so viele einzelne Sporen oder Keime für neue Organismen, als vorher Kerne in der gemeinsamen Protoplasmamasse vorhanden waren.

Organismen vom Formwerth eines Syncytiums gibt es an der Wurzel des Thier- und Pflanzenreichs. Sehr zahlreiche Arten der Protozoen sind Syncytien: das vielkernige Actinosphaerium Eichhornii (Fig. 7), zahlreiche Radiolarien, die meisten Thalamophoren (Fig. 8) und die Mycetozoen.

Von Seiten des Pflanzenreichs sind zu nennen die interessanten Coeloblasten. Ein Coeloblast ist mehr oder minder ein vielfach verzweigter Schlauch, oft von recht ansehnlicher Grösse. Nach aussen

ist der Schlauch abgegrenzt von einer dicken Cellulosemembran, welcher nach innen eine bald dünnere, bald dickere Protoplasmaschicht anliegt. Sonst ist das Innere des Schlauches von Zellsaft ausgefüllt, durch welchen sich zuweilen auch einzelne Protoplasmafäden von einer zur anderen Wandfläche hindurchziehen.

Nach dieser Beschreibung könnte man den ganzen Schlauch als eine einzige riesige Zelle auffassen und demnach einen Coeloblasten zu den einzelligen Pflanzen hinzurechnen, wie es von manchen Forschern auch geschieht. Unser Urtheil wird indessen anders ausfallen, wenn wir noch folgende Momente in Rechnung ziehen. Erstens lassen sich im Protoplasma zahlreiche kleine Kerne — oft sind es viele hunderte, ja tausende — nachweisen; zweitens nimmt der Schlauch bei manchen Arten, zum Beispiel bei Caulerpa crassifolia (Fig. 9) eine com-

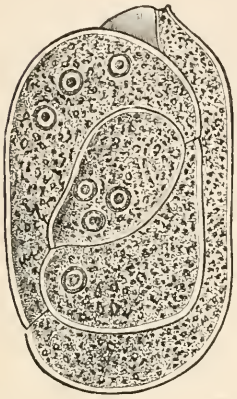


Fig. 8.

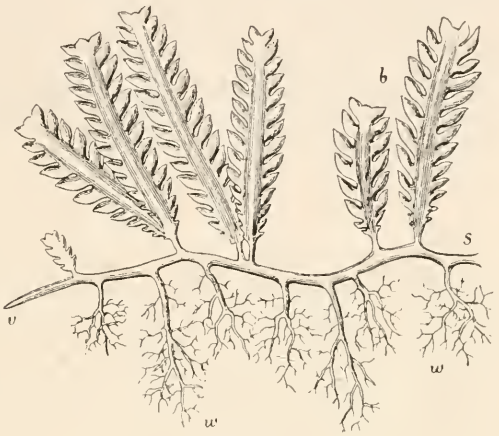



Fig. 9.

**Fig. 8. Junge Miliola mit vielen Kernen.** Aus Lang.

**Fig. 9. Caulerpa crassifolia.** Die ganze Pflanze besteht aus einem nicht cellulär gekammerten Schlauch.

*v* Der Vegetationspunkt der kriechenden, dorsiventralen Sprossachse *s*. *bb* Die Blätter. *w* Die Wurzeln. (Etwas verkleinert.) Nach Sachs Fig. 262.

plicirte Gliederung an, welche ihn einer höher differenzirten, vielzelligen, kriechenden Pflanze sehr ähnlich aussehen lässt. Denn der Schlauch hat sich gesondert in einen auf dem Boden hinkriechenden Stamm (*s*), in Wurzeln (*w*), welche sich vielfach verzweigt in die Erde einsenken, und in viele nach oben gerichtete, blattartige Ausstülpungen (*bb*), welche Fiederblättchen nicht unähnlich aussehen. Drittens endlich wächst der hochgegliederte Schlauch von einzelnen bestimmten Vegetationspunkten (*v*) aus in ganz gesetzmässiger Weise gleich einer höheren, vielzelligen Pflanze. Die Uebereinstimmung wird noch dadurch weiter erhöht, dass an den Vegetationspunkten sich immer in grösserer Masse Protoplasma angehäuft findet, welches besonders zahlreiche Kerne enthält, wie auch bei den vielzelligen Pflanzen an den Vegetationskegeln in dem kleinzelligen Gewebe viel Protoplasma und viel Kernsubstanz auf engem Raum zusammengedrängt ist.

Bei Erwägung aller Verhältnisse werden wir daher den Coeloblasten als einen potentia vielzelligen Organismus, als ein Syncytium, bezeichnen müssen; auch wird es uns bei solcher Sachlage jetzt weniger merkwürdig erscheinen, dass der nur scheinbar einzellige, aber potentia vielzellige Schlauch sich in der Entwicklung von Sprossen, Wurzeln und Blättern ähnlich wie eine ausgeprägt vielzellige Pflanze verhält. Mit Recht hat Sachs, der dieses Verhältniss schon treffend erörtert hat, in seinem Lehrbuch der Physiologie bemerkt:

„Wir brauchen uns nur bei einer nicht allzu complicirt organisirten cellulären Pflanze, einer höheren Alge, einem Moos, selbst einer Gefässpflanze zu denken, dass innerhalb der von der äusseren Zellwand der Epidermis umgebenen Pflanzensubstanz die Zellwände einfach fehlen, wogegen das Protoplasma mit den in ihm vertheilten Zellkernen sich im Wesentlichen geradeso verhält, als ob jene Zellwände vorhanden wären, so haben wir im Grossen und Ganzen die Structur eines Coeloblasten; und umgekehrt brauchen wir uns nur zu denken, dass der innere Raum eines solchen durch zahlreiche Quer- und Längsscheidewände in sehr zahlreiche kleine Kammern eingetheilt sei, deren jede einen oder einige der vorhandenen Zellkerne umschliesst, so hätten wir eine gewöhnliche cellulare Pflanze."

### b) Der zellige Verband.

Die letzte und höchste Form des Verbandes zeigt uns die einzelnen Zellen deutlich abgegrenzt von einander, aber sonst dicht zusammengelagert, so dass sie sich unmittelbar berühren und dadurch gewissermaassen in enger und beständiger Fühlung zu einander stehen. Das Resultat ist ein einheitlicher Organismus mit einer relativen und theilweisen Selbständigkeit seiner ihn aufbauenden Elementartheile.

Als höchste habe ich diese Art des Verbandes bezeichnet, indem ich mich von der einfachen Thatsache leiten liess, dass alle höher organisirten Pflanzen und Thiere ihm zuzurechnen sind. Erst innerhalb solcher Zellverbände kommt es zur Entstehung der mannigfaltigsten Structuren, zur Sonderung zahlreicher und verschiedenartiger Organe, zu einer Fülle ungleicher Differenzirungen von einzelnen Zellen und Zellengruppen. So entsteht jene wunderbare reiche Stufenfolge organischer Formen im Pflanzen- wie im Thierreich, vom einfachsten Moosplänzchen bis zur höchstentwickelten Blüthenpflanze, vom relativ einfach organisirten Hydrapolypen bis zum Wirbelthiere mit seinen für die verschiedenartigsten Detailfunctionen eingerichteten Organen und Geweben. Im Vergleich zu solcher Mannigfaltigkeit erscheint die Formbildung und Differenzirung von Organismen, welche als Syncytien entwickelt sind, als eine ausserordentlich viel einfachere und niedere. Denn wenn auch die höchst organisirten Coeloblasten, wie Caulerpa, kleinen vielzelligen Pflänzchen äusserlich gleichen, so stehen sie doch auch wieder tief unter ihnen durch den Mangel jeder geweblichen Differenzirung, durch den Mangel der zur Stoffleitung dienenden Gefässe, der mechanischen und der Oberhautgewebe etc. Radiolarien können höchst zierliche und zusammengesetzte Skelette bilden, ja sie können sogar Muskelfibrillen, welche sich an die Kieselstäbe ansetzen, erzeugen. Myxomyceten wandeln sich in sehr complicirte Fortpflanzungskörper um. Gleichwohl treten alle Syncytien über ein sehr geringes Maass der Differenzirung nicht hinaus. Schon ihre Grösse

ist eine beschränkte. Denn auch die grössten Arten sind klein im Vergleich zu den Thieren und Pflanzen, die aus Verbänden gesondert bleibender Zellen hervorgegangen sind.

Der so greifbare Unterschied muss im eigensten Wesen der zwei Verbindungsarten begründet sein. Durch die Sonderung des Protoplasmas in kleine Klümpchen um je einen Kern wird eine grössere Oberflächenentwicklung herbeigeführt, was für die Stoffwechselprocesse, für die Aufnahme und Abgabe von Stoffen, von Vortheil ist. Die kleinen Bausteine können sich ferner zu regelmässigen und verschiedenartigen Verbänden aneinander legen, sie können sich nach aussen durch Membranen abgrenzen und sich in dieser oder jener Weise verschieden differenziren. Kerne in einer zusammenhängenden, gemeinsamen Protoplasmamasse dagegen können nicht einen festen Ort einnehmen, sie ändern schon in Folge der Protoplasmaströmung fortwährend ihre Stellungen zu einander, so dass alle eben hervorgehobenen, eine höhere Entwicklung herbeiführenden Momente in Wegfall kommen. Auch für die Grösse der aus Zellen aufgebauten Organismen besteht ein viel weiterer Spielraum, da die Zellen durch ihre mannigfache Verbindungsweise innere Hohlräume erzeugen und auch die zur Stütze einer grösseren Masse weicher, organischer Substanz erforderlichen mechanischen Einrichtungen liefern können. Dagegen ist wieder eine vielkernige, einheitliche Protoplasmamasse bald an dem Punkt angelangt, wo nach dem Gesetz von Leuckart die Oberfläche nicht mehr in einem entsprechenden Verhältniss zu der nach innen von ihr gelegenen Protoplasmamasse steht, und wo die zur Erhaltung des Lebens erforderliche Wechselbeziehung zur Aussenwelt, Stoffaufnahme und -Abgabe, nicht mehr ungestört vor sich gehen kann.

Es liesse sich noch Vieles der Art anführen, wodurch der Verband von mehr selbständig gebliebenen Zellen sich über das Syncytium als eine höhere Entwicklungsform der organischen Substanz erhebt. Doch kann ein weiteres Eingehen hierauf jetzt unterbleiben, da die in den späteren Capiteln dargestellten Verhältnisse zur weiteren Erläuterung und Bestätigung der kurz angedeuteten Gesichtspunkte dienen werden. Ich schliesse daher diese Betrachtung mit einem Ausspruch, zu welchem Sachs durch die Vergleichung der Coeloblasten mit gewöhnlichen cellulären Pflanzen veranlasst worden ist. „Es ist sehr leicht begreiflich, dass nicht nur die Festigkeit, sondern auch die gegenseitige Abschliessung verschiedener Stoffwechselproducte, die Leitung der Säfte von Ort zu Ort etc. eine grössere Vollkommenheit erreichen muss, wenn die gesammte Substanz der Pflanze durch zahlreiche Quer- und Längswände in scharf von einander abgegrenzte Zellkammern eingetheilt ist."

## III. Die organischen Individuen dritter Ordnung.

Derselbe Process, den wir im vorausgegangenen Abschnitt kennen gelernt haben, wiederholt sich noch einmal. Individuen zweiter Ordnung, welchen Haeckel den Namen „Personen" gegeben hat, treten abermals zusammen und rufen durch ihre Vereinigung eine neue, zusammengesetztere Form organischer Individualität, ein Individuum dritter Ordnung oder einen Thierstock hervor. Auch hier

lassen sich wieder zwei Gegensätze unterscheiden, erstens weniger innige und zweitens festere Verbände von Personen, und zwar beide verknüpft durch eine Reihe von Uebergangsformen.

### 1. Stöcke von mehr locker verbundenen Personen.

In dem Stock, dem organischen Individuum dritter Ordnung, sind die einzelnen Theilindividuen sofort als solche zu erkennen und zeigen in ihren Lebensäusserungen einen hohen Grad von Selbständigkeit und Unabhängigkeit vom Ganzen. Das Theilindividuum lässt sich abtrennen,

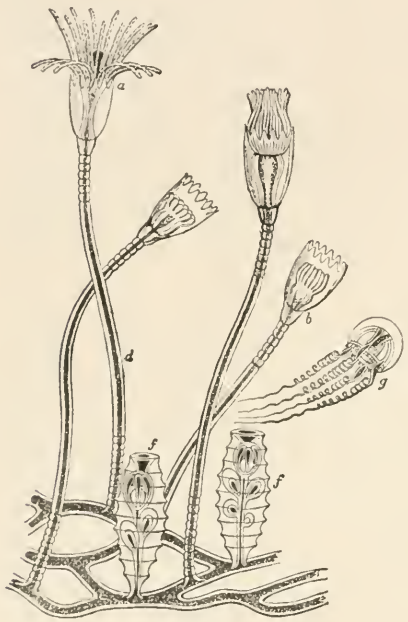



Fig. 10.

**Fig. 10. Campanularia Johnstoni.**
*a* Hydranthen mit Hydrotheka, *b* im zurückgezogenen Zustande. *d* Hydrocaulus. *f* Gonotheca mit Blastostyl und Medusenknospen. *g* Abgelöste Meduse (nach Allman). Aus Richard Hertwig's Zoologie.

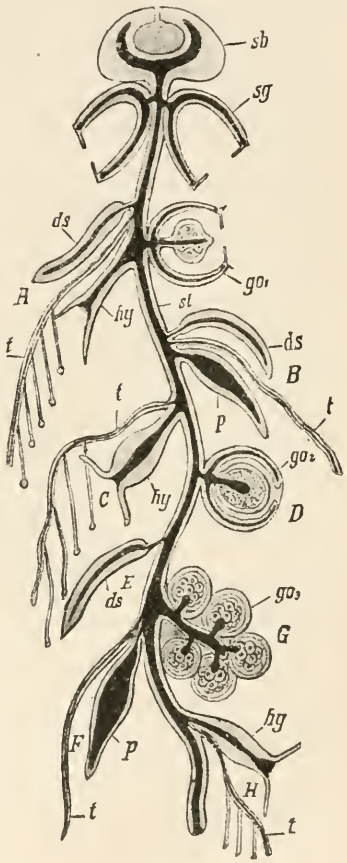



Fig. 11.

**Fig. 11. Schema einer Siphonophore.** Aus Lang.
*sb* Luftkammer. *sg* Schwimmglocken. *ds* Deckstücke. *t* Tentakeln. *go* Gonophoren. *hy* Fresspolypen. *P* Taster. *st* Stamm. *A*—*H* Verschiedene Arten der Ausbildung und der Gruppirung der Individuen.

ohne seine Lebensfähigkeit in Folge der Isolirung zu verlieren, und ergänzt sich nach kurzer Zeit wieder durch Vermehrung, entweder durch Theilung oder häufiger durch Knospung, zur zusammengesetzten Form. Die Theilindividuen sind hierbei, wie die Einzelzellen eines Vorticellenbäumchens, entweder einander vollständig gleichartig oder nur in geringem Maasse von einander verschieden. Beispiele solcher Aggregate

finden sich in beiden Organismenreichen in grosser Fülle. Im Thierreich liefert solche besonders der Stamm der Coelenteraten, Bryozoen, der Würmer und Tunikaten. Es sei an die Zusammensetzung eines Hydroidpolypenstockes (Fig. 10) oder eines Corallenstockes, einer Colonie von Bryozoen und von Clavellinen erinnert, die uns sofort als Aggregate gleichartiger Theilindividuen erscheinen.

### 2. Stöcke von fester verbundenen und zugleich verschieden differenzirten Personen.

Auf der andern Seite können im Aggregat die Theilindividuen so verschiedenartig von einander werden wie die in die einzelnen Gewebsarten sich sondernden Zellen eines Individuums zweiter Ordnung. Es bedarf dann oft schon eines wissenschaftlich geschulten Auges und Denkvermögens, um in richtiger Weise aus dem Ganzen die einzelnen verschiedenen Theilindividuen heraus zu erkennen. Hand in Hand damit geht eine gewisse Abhängigkeit der Theilindividuen voneinander; sie wird oft so gross, dass ein einzelnes, abgelöst vom Ganzen, nicht mehr fort zu bestehen vermag. Viele Siphonophorenstöcke (Fig. 11) erscheinen in ihrer mannigfachen Differenzirung wie ein einheitlicher Organismus, einer Person vergleichbar, obwohl sie aus Theilindividuen zusammengesetzt sind. Aber letztere sind im Stock vielfach durch Metamorphose stark abgeändert und mit besonderen Functionen betraut; sie werden hiernach als Fresspolypen (*hy*), als Deckstücke (*ds*), als Schwimmglocken (*sg*), als weibliche und als männliche, medusengleiche Geschlechtsglocken (*go*) unterschieden. In bestimmten Verhältnissen und Zahlen an einem Stamm vertheilt, functioniren sie wie verschiedenartige Organe eines einheitlichen Individuums.

---

### Literatur zu Capitel II.


1) **Alexander Braun.** *Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniss zur Species. Abhandl. d. Berliner Akad. 1853.*
2) **Victor Carus.** *System der thierischen Morphologie. 1853. II. Buch, 6. Capitel.*
3) **Haeckel.** *Generelle Morphologie. Bd. I. 241—363. 1866.*
4) **B. Hatschek.** *Lehrbuch der Zoologie S. 224. 1888.*
5) **Richard Hertwig.** *Lehrbuch der Zoologie, 4. Aufl., S. 135. 1897.*
6) **Th. Huxley.** *Upon animal individuality. Proceed. of the royal institution. N. ser. Vol. I. p. 184. 1855.*
7) **Leuckart.** *Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitstheilung in der Natur.*
8) **Nägeli.** *Die Individualität in der Natur. Monatsschrift des wissenschaftl. Vereins in Zürich. 1856.*
9) *Derselbe. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.*
10) **Herbert Spencer.** *Principien der Biologie. Bd. I. p. 219. VI. Cap. Individualität. 1876.*


---

# DRITTES CAPITEL.

## Artgleiche, symbiontische, parasitäre Zellvereinigung.

### I. Artgleiche Vereinigung.

#### Die Lehre von der vegetativen Affinität.

Eine der wesentlichsten Grundbedingungen dafür, dass einzelne Zellen sich zu Aggregaten zusammenfügen, ist ihre Artgleichheit, ihre Verwandtschaft (siehe S. 8). Diese ist das Band, welches die Einzelindividuen zusammenhält und sie zu Bausteinen eines höheren Organismus umwandelt. Artgleiche Zellen ziehen sich an, artungleiche stossen sich ab. Da nun artgleich am meisten die Zellen sind, welche von einer gemeinsamen Mutterzelle abstammen, so sehen wir, dass die Eigenschaft der Zelle, sich auf dem Wege der Fortpflanzung zu vermehren, nicht nur die Grundlage und den Ausgangspunkt für die Erhaltung der Art, sondern auch für die Erschaffung höherer Organismenformen abgiebt. Theilstücke einer Mutterzelle, anstatt wieder zu selbständigen Individuen wie die erzeugende Mutterzelle zu werden, bleiben verbunden und stellen nun bloss Theile einer höheren Individualität dar. Aus selbständigen Artzellen sind sie zu Gewebszellen geworden. So wird das Fortpflanzungsvermögen der organischen Substanz auf der einen Seite Mittel zur Erhaltung der Art, auf der andern Seite Mittel zu höherer Formbildung.

Die Verwandtschaft der Gewebszellen zu einander bezeichnet man als vegetative Affinität. Sie bildet ein Gegenstück zur sexuellen Affinität, worunter man die Verwandtschaft der Fortpflanzungszellen zu einander versteht (1. Buch S. 240). Wie man sich in das Wesen der letzteren durch Kreuzung der Geschlechtsproducte verschiedener Arten auf experimentellem Wege einen Einblick verschaffen kann, so kann man auch in das Wesen der vegetativen Affinität tiefer eindringen durch das Experiment des Pfropfens oder der Verbindung zweier vegetativer Körper derselben oder verschiedener Art.

Am leichtesten lassen sich derartige Experimente bei den Pflanzen anstellen, so dass die meisten Erfahrungen in der vorliegenden Frage von Seiten der Botaniker gewonnen worden sind. Bei den Pflanzen

kann man leicht einen abgetrennten Theil, das Reis, von einem Individuum auf ein anderes derselben Art, auf den Grundstock oder die Unterlage, transplantiren und mit ihm zu einer festen, dauerhaften Vereinigung bringen. Es verwachsen nach kurzer Zeit die entsprechenden Gewebe von Reis und Unterlage miteinander ohne jede Störung. Aus zwei verschiedenen Individuen ist so ein einheitlich functionirender Organismus auf künstlichem Wege hervorgerufen worden. Bei Individuen derselben Art gelingt die Vereinigung zweier Stücke sogar, wenn sie in abnorme Stellungen zu einander gebracht werden, oder wenn sie nicht direct zusammengehören, wie Wurzel und Blatt.

Der Erfolg des Pfropfens wird dagegen ein unsicherer oder ein von vornherein aussichtsloser, sowie es sich darum handelt, Stücke zweier verschiedener Arten miteinander zu verbinden. Im Allgemeinen ist auf ein Gelingen der Verbindung um so eher zu rechnen, je näher sich die zu verbindenden Arten im natürlichen System stehen, oder in anderen Worten: die vegetative Affinität wird in ähnlicher Weise wie die sexuelle Affinität durch den Grad der systematischen Verwandtschaft bestimmt.

Doch giebt es von dieser Regel sowohl bei der Pfropfung wie bei der Bastardbefruchtung unerwartete Ausnahmen, aus welchen Nägeli schliesst, dass die äusseren Merkmale kein vollkommen zuverlässiger Maassstab für den Grad der inneren, constitutionellen Verwandtschaft, sowohl der vegetativen, als auch der sexuellen Affinität zwischen zwei verschiedenen Arten sind.

Als Beispiel hierfür führt Vöchting in seinem Werk über „Transplantation am Pflanzenkörper“ die Rassen des Birnbaums an, die sich mit dem derselben Gattung angehörenden und nahe verwandten Apfelbaum nur schwer durch Pfropfung vereinigen lassen, während die meisten auf der Quitte vortrefflich gedeihen, obschon diese zu einer verschiedenen Gattung gehört. In diesem Fall wird übrigens auch zwischen ihren Geschlechtsproducten die sexuelle Affinität vermisst. Denn Apfel- und Birnbaum lassen sich gleichfalls nicht mit einander bastardiren.

Je nachdem es nun zur Entstehung einer einheitlich functionirenden Individualität kommt oder nicht, unterscheidet Vöchting die Verbindungen von Reis und Grundstock als harmonische und als disharmonische. Die letzteren lassen verschiedene Abstufungen erkennen, die für uns ebenfalls von Interesse sind. Während gewöhnlich die nicht zu einander passenden Pflanzentheile sich von vornherein gegenseitig abstossen, so dass es zu keiner Verwachsung kommt und das Reis rasch zu Grunde geht, gelegentlich auch ein Stück des Grundstocks, gleichsam vom Reis vergiftet, abstirbt, tritt in andern Fällen die Disharmonie in weniger schroffer Weise auf. Reis und Grundstock beginnen unter einander zu verwachsen, nach kürzerer oder längerer Zeit aber treten Störungen ein, die allmählich zum Zerfall führen. Die Störungen bestehen gewöhnlich bei krautigen Pflanzen darin, dass das Reis an seiner Basis Wurzeln zu bilden beginnt, die gelegentlich auch in die Unterlage selbst hineinwachsen.

Ein lehrreiches Beispiel liefert die von Vöchting versuchte Pfropfung zwischen zwei Cactusarten, Rhipsalis paradoxa und Opuntia

Labouretiana (Fig. 12). Zwischen Reis und Grundstock ist zwar äusserlich eine Vereinigung eingetreten, die schon etwa 20 Monate besteht; aber sie ist keine physiologisch normale wie bei gelungener Pfropfung. Denn der Grundstock ist durchzogen von den Wurzeln des Reises, deren längste in etwa 110 mm Entfernung von der Einfügungsstelle die Epidermis durchbrochen hat. Andere sind unter der Oberhaut hin gewachsen, ohne sie aber durchbohrt zu haben. An diesen Orten ist die Haut selbst abgehoben und zu Grunde gegangen. In Folge der Wurzelbildung des Reises sind die Gewebe des Grundstockes, der missfarbig und etwas durchsichtig aussieht, selbst verändert und theilweise in eine Gallerte verflüssigt worden, welche an einer Stelle *(g)* als Tropfen an die Oberfläche getreten ist.

**Fig. 12. Opuntia Labour. mit Rhipsalis paradoxa als Reis.** Bei *ww* sieht man die vom Reis in die Unterlage hinabgesandten Wurzeln, welche hie und da die Oberhaut durchbrochen haben. *g* Die aus dem Sprosse der Opuntia hervorgetretene und erhärtete Gallertmasse.

In solchen und anderen Fällen benutzt das Reis die durch die Unterlage herbeigeschafften Säfte und Salze zu seiner Ernährung, will sich aber selbst mit ihr nicht zu einer geschlossenen Lebenseinheit verbinden; denn wie Vöchting mit Recht bemerkt, bedeutet die Wurzelbildung nichts Anderes als das Streben, sich zu einem selbständigen Individuum abzurunden. Anstatt zu einem dem Grundstock eingeordneten Theil zu werden, macht das Reis den Versuch, sich zu einem Parasiten desselben umzugestalten. Die weitere Folge ist, dass auch der Grundstock öfters auf den sich ihm nicht anpassenden Fremdling zu reagiren beginnt. So sah Vöchting, als er Rhipsalis paradoxa auf Opuntia Labouretiana aufpfropfte, dass um die Wurzeln der ersteren das Gewebe des Grundstocks theils Korkscheiden herumgebildet und theils sich zu einer gallertigen Masse umgewandelt hatte.

In manchen Fällen hat der Experimentator die Disharmonie zweier Arten *A* und *B* in der Weise überwinden können, dass er sich einer dritten Art *C* bediente, welche zu den unter einander disharmonischen Formen eine vegetative Affinität besass. Er schob dieselbe als Mittelglied zwischen die beiden disharmonischen Formen ein und stellte so einen aus Stücken dreier verschiedener Arten zusammengesetzten, einheitlichen Organismus dar, in welchem auf *A* als Grundstock ein Reis von *C* und auf dieses wieder ein Reis von *B* aufgepfropft war.

Schwieriger und daher auch seltener ausgeführt sind Pfropfungen und Transplantationen bei Thieren. Doch scheinen bei ihnen nach dem Wenigen, was sich bereits hat feststellen lassen, ähnliche Gesetze wie bei den Pflanzen zu gelten.

Trembley hat zwei Individuen von Hydra fusca der Quere nach in zwei Stücke zerschnitten und ihre vorderen und ihre hinteren

Hälften vertauscht und dann zusammengeheilt. Während es ihm so leicht glückte, Theile zweier Individuen zu einer neuen Individualität zu vereinigen, haben weder er noch neuerdings Wetzel, welcher zahlreiche Experimente ausgeführt hat, es fertig gebracht, Polypenstücke von verschiedener Art, von Hydra viridis und von Hydra fusca, nach demselben Verfahren für die Dauer zusammen zu pfropfen.

Born hat ohne grosse Schwierigkeiten geeignete Theilstücke von zwei Embryonen von Rana esculenta, wenn sie genügend jung waren, zu einer lebensfähigen Einheit zusammenpfropfen können. Auch auf Vereinigung artungleicher Embryonen hat er seine Untersuchungen ausgedehnt und dabei das folgende Resultat erhalten.

„Die vegetative Affinität zwischen embryonalen Theilstücken, die Angehörigen zweier verschiedener, aber nahe verwandter Arten entstammen (R. fusca, arvalis und esculenta), erwies sich als ziemlich ebenso gross wie die zwischen den Theilstücken artgleicher Componenten. Bei Gattungsverschiedenheit (R. esculenta und Bombinator igneus) erschien die vegetative Affinität „primär" kaum geringer; die Verwachsung der Gewebe trat in den meisten Fällen leicht, sicher und vollkommen ein. — Ob das Ausbleiben der Verwachsung der Darmrohre und der Vereinigung der Bauchhöhlen in dem einen untersuchten Falle von Bauchvereinigung zwischen R. esculenta und B. igneus auf mangelnder vegetativer Affinität der Zellen beruht, muss so lange unentschieden bleiben, als nicht weiteres, einwandfreies Material vorliegt. In späterer Zeit sind mir bisher alle Zusammensetzungen zwischen R. esculenta und B. igneus, nachdem sie gefressen hatten und sich sicher schon ein Blutaustausch etablirt hatte, zu Grunde gegangen."

Born selbst lässt es vorläufig noch dahingestellt, „ob hier ein Zufall vorliegt, oder ob das bei solchen Versuchen immer der Fall sein wird," „ob die Todesursache bei diesen Formen in der mangelnden ‚vegetativen Affinität' der Zellen oder mehr in unvereinbaren Unterschieden der Gesammtorganisation zu suchen ist."

Neuerdings hat Joest auf Korschelt's Anregung Transplantationen zwischen verschiedenen Arten von Regenwürmern (heteroplastische Vereinigungen, wie er sie nennt) ausgeführt. Während an dem Versuchsmaterial artgleiche (homoplastische) Vereinigungen leicht gelangen und auch von Dauer waren, blieben bei 59 Versuchen mit artungleicher Verbindung „vielfach die Stücke eine ganz kurze Zeit vereinigt, um sich dann einfach zu trennen oder zu Grunde zu gehen. Am besten hielten sich in erster Linie die Verbindungen von Allolobophora terrestris und Lumbricus rubellus, wie auch die von Allolobophora caliginosa und Allolobophora cyanea einerseits und Lumbricus rubellus und Allolobophora terrestris andererseits, wohingegen solche von Lumbricus rubellus mit Allolobophora foetida und Allolobophora chlorotica überhaupt unmöglich erschienen. Letztgenannte Vereinigungen könnte man in analoger Weise wie bei den Pflanzen als «disharmonische» bezeichnen".

Seine Ergebnisse fasst Joest in den Satz zusammen: „Dauernde Vereinigungen von Theilstücken verschiedener Art sind zwar nicht so leicht zu erreichen wie homoplastische Verbindungen, gelingen aber doch in vielen Fällen, und zwar verschmelzen die Theilstücke

zu einem neuen Individuum, dessen Organisation, abgesehen von dem Speciescharakter der vereinigten Theilstücke, eine einheitliche ist."

Anstatt ganzer Körpertheile hat man bei Thieren häufiger einzelne kleinere Gewebsstücke von einem Individuum auf ein anderes zu übertragen gesucht. Denn solche Experimente sind auch für den Chirurgen von besonderem Interesse. Ollier und A. Schmitt haben mit lebender Knochenhaut und Knochenstückchen experimentirt und Einheilungen und Weiterwachsthum derselben erreicht, wenn es sich um Uebertragungen zwischen Individuen derselben Art oder von einer zu einer anderen Körperstelle desselben Individuums handelte. Dagegen blieb der Erfolg aus z. B. bei Uebertragung eines Periostst ückes von Hund auf Katze, Kaninchen, Ziege, Kameel etc. oder umgekehrt; entweder wurde das transplantirte Stück ganz resorbirt, oder es bildete sich um dasselbe ein Eiterherd aus, oder es wurde in eine Cyste eingeschlossen.

Eigenartige Experimente hat P. Bert angestellt: er trennte von weissen, einige Tage alten Ratten ein 2—3 cm langes Stück vom Schwanz ab und brachte es nach Abtrennung der Haut dem operirten Thiere an einer anderen Stelle in's Unterhautbindegewebe. Schon nach wenigen Tagen war die Circulation in der Schwanzspitze durch Verbindung mit den Gefässen der Umgebung wieder hergestellt. Muskeln und Nerven verfielen einer regressiven Metamorphose, aber die andern Gewebe, Knochen, Knorpel, Bindegewebe etc., fuhren lebhaft zu wachsen fort, so dass die Schwanzspitze, die bei der Transplantation 2—3 cm gross war, bei einigen Thieren, welche einen, zwei oder drei Monate nach der Operation getödtet wurden, zu einer Länge von 5—9 cm ausgewachsen war.

Dagegen fiel das Resultat bei Verpflanzung von einer auf die andere Art abweichend aus. Bei Uebertragungen der Schwanzspitze von Mus decumanus oder Mus rattus auf Eichhörnchen, Meerschweinchen, Kaninchen, Katze, Hund oder umgekehrt traten entweder heftige Eiterungen ein, welche die Abstossung des verpflanzten Stückes und häufig auch den Tod des Versuchsthieres zur Folge hatten, oder es erfolgte bei weniger stürmischem Verlauf allmähliche Resorption. Ein Ueberleben und Weiterwachsen der Schwanzspitze wurde nur bei sehr naher systematischer Verwandtschaft der zum Versuche benutzten zwei Thierarten erzielt. So gelangen Transplantationen von Mus rattus auf Mus decumanus und umgekehrt, dagegen nicht von Mus sylvaticus auf Mus rattus.

Zu demselben Ergebniss führt die Vermischung der Blutarten von zwei verschiedenen Thieren, wie alle Experimentatoren, die sich eingehender mit der Lehre von der Transfusion beschäftigt haben, in übereinstimmender Weise berichten. Auch hier kann man harmonische und disharmonische Verbindungen unterscheiden, die wieder vom Grade der systematischen Verwandtschaft der Thierarten bestimmt werden.

Bei Vermischung disharmonischer Blutarten treten sofort schwere Störungen im Organismus auf. Schon nach wenigen Minuten beginnt ein Zerfall rother Blutkörperchen, eine Auflösung des Hämoglobins im Plasma (Lackfarbigwerden des Blutes) einzutreten, was in kurzer Zeit Bluthara zur Folge hat. Schon in schwachen Dosen wirkt un-

gleichartiges Blut schädlich, in starken Dosen oft sogar tödtlich. Der Erfolg ist ein ziemlich ähnlicher, mag man das Blut unmittelbar von Gefäss zu Gefäss zwischen zwei Thierarten, zwischen Hund und Kaninchen oder Hund und Hammel oder umgekehrt überleiten, oder mag man es in defibrinirtem Zustand einspritzen. Dagegen ist Transfusion von Blut zwischen Individuen derselben oder sehr nahe stehender Arten ohne Schaden ausführbar. Die Hämoglobinurie bleibt selbst bei sehr grossen Gaben aus. Hieraus zieht Ponfick den Schluss, dass die Blutkörperchen in ihrer weitaus überwiegenden Mehrzahl in dem fremden Organismus unverändert bestehen bleiben.

Die mitgetheilten Ergebnisse der Pfropfung, Transplantation und Transfusion berechtigen uns jetzt zur Aufstellung der folgenden These: an den Geweben von Pflanzen und Thieren sind zwei verschiedene Arten von Eigenschaften zu unterscheiden, erstens die Eigenschaften, welche mit der besonderen Leistung des Gewebes zusammenhängen, und zweitens die Eigenschaften, die ihnen als Theilen einer besonderen Organismenart zukommen.

Die functionellen Eigenschaften prägen sich meist in einer besonderen Structur der Gewebe aus, sie sind daher für unser Auge häufig leicht erkennbar und der mikroskopischen Untersuchung zugänglich. Ferner bedingt gleiche Function der Zellen auch eine gleiche Structur. Daher sehen wir, dass gleich functionirende Gewebe bei den verschiedensten Organismen sich ausserordentlich ähnlich sind. Eine Sehne, ein Nerv, ein Knochen- und Knorpelstück oder Blut eines Hundes und eines Pferdes sind möglicher Weise bei histologischer Untersuchung nicht zu unterscheiden; auch nach ihren specifischen Leistungen für den Organismus würden sich die entsprechenden Theile der beiden Säugethierarten gegeneinander austauschen und wechselseitig ersetzen lassen müssen. Eine entsprechend grosse Sehne des Hundes, mit einem Muskel des Pferdes vereinigt, würde den Zug vom Muskel auf den Knochen ebenso gut übertragen und somit einen Ersatz für die mechanische Leistung der Pferdesehne bilden können und ebenso ein Knochen-, ein Knorpel- und ein Nervenstück.

Durch die äusserlichen Aehnlichkeiten in der Structur darf man sich indessen nicht verleiten lassen, auch eine innere Aehnlichkeit zwischen gleich aussehenden Zellen und Geweben anzunehmen. In dieser Annahme liegt ein grosser Irrthum vor, in den schon manche Forscher verfallen sind. Denn es werden hierbei die an zweiter Stelle oben hervorgehobenen Eigenschaften, welche einem Gewebe als Theil einer besonderen Organismenart anhaften, die constitutionellen oder Arteigenschaften, ganz übersehen; sie werden so leicht übersehen, weil sie sich unserer Wahrnehmung nicht aufdrängen, da sie auf einem für unsere Erkenntnissmittel noch unzugänglichen Gebiete liegen und nur auf Grund der oben erwähnten Experimente und allgemeinen Erwägungen erschlossen werden können.

Der Sachverhalt ist bei den Gewebszellen ein ähnlicher wie bei den Geschlechtsproducten. Nach ihren histologischen Eigenschaften sind einerseits die Eier, andererseits die Samenfäden der verschiedenen Säugethiere einander ausserordentlich ähnlich und in vielen

Fällen für uns gar nicht unterscheidbar; als Träger der Artcharaktere aber, die in diesem Zustand für uns nicht wahrnehmbar sind, müssen sie, worüber ein Zweifel nicht bestehen wird, so weit voneinander verschieden sein wie Art von Art.

Worauf beruht nun die Verwandtschaft der Zellen, ihre sexuelle und ihre vegetative Affinität? Auf der Gleichheit ihrer unseren Untersuchungsmitteln unzugänglichen, feineren Organisation, auf dem micellaren Aufbau derjenigen Zellbestandtheile, welche wir in dem ersten Buch als die Eigenschaftsträger des Organismus oder als seine Erbmasse nachzuweisen versucht haben. Dementsprechend werden artungleiche Zellen sich auch in ihren chemisch-physikalischen Eigenschaften von einander unterscheiden; der ganze celluläre Stoffwechsel wird einen für die Art specifischen Charakter haben und bewirken, dass nur Zellen mit gleichartigem Stoffwechsel und mit gleichen chemisch-physikalischen Eigenschaften zu einander passen.

## II. Die symbiontische Vereinigung (Symbiose).

So richtig im Allgemeinen auch der Satz ist, dass nur Zellen gleicher Abstammung sich zu höheren Stufen der organischen Individualität zusammenfügen, so bietet die Natur mit ihrem unerschöpflichen Reichthum an Mitteln doch auch manche Ausnahmen von der Regel dar, nämlich Verbindungen von Zellen, die nicht auf innerer Verwandtschaft beruhen, und die wir daher den artgleichen als artungleiche gegenüber stellen können. Diese selbst aber lassen sich wieder in zwei Gruppen sondern.

In der einen Gruppe, mit welcher wir uns zunächst in diesem Abschnitt beschäftigen wollen, lernen wir Verbindungen kennen, in denen zwei artungleiche Zellen sich zwar in ihrer Micellarstructur und ihrem Stoffwechsel wesentlich unterscheiden, aber dabei doch auch wieder so beschaffen sind, dass die eine Art neben der anderen ohne gegenseitige Beeinträchtigung bestehen kann. Ja es kann sogar der Fall eintreten, dass beide Arten von Zellen aus ihrem Zusammensein in mancher Hinsicht einen wechselseitigen Nutzen erfahren. Ein solches Verhältniss hat der Botaniker DE BARY eine Symbiose genannt.

Das lehrreichste und interessanteste Beispiel einer Symbiose bieten uns die Flechten: sie wurden noch vor wenigen Jahrzehnten wegen ihres charakteristischen Aussehens für eine ganz eigenartige Classe von niederen Pflanzen gehalten, bis durch die morphologischen Untersuchungen von DE BARY und SCHWENDENER, denen sich die experimentell-entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von BARANETZKY, REES und STAHL anschlossen, der Nachweis geführt wurde, dass sie keinen einheitlichen Organismus, sondern ein Aggregat zweier innig zusammenlebender, im System weit auseinander stehender Organismenarten, eine Symbiose einer Pilz- und einer Algenart, darstellen.

Pilzfäden aus der Abtheilung der Ascomyceten bilden ein Geflecht (Fig. 13 *P*) und liefern so die gewebliche Grundlage, in deren Maschen zahllose kleine Algenzellen (*A*), die bald grünen, rothen oder gelben Farbstoff führen, eingeschlossen sind. Die zahlreichen verschiedenen Arten von Flechten aber, die einen so ausgeprägten Speciescharakter zur Schau tragen, kommen dadurch zu Stande, dass immer eine bestimmte Pilzart sich nur mit einer bestimmten Algenart vergesellschaftet.

In solcher Genossenschaft leben zwei Zellarten mit ganz entgegengesetzten Eigenschaften, mit einem grundverschiedenen Stoffwechsel zusammen, Zellen, die wie die grünen Pflanzenzellen Kohlensäure zersetzen und Kohlenhydrate etc. bilden können, und Zellen, welchen gerade dieses Vermögen fehlt, und die nur von schon gebildeter organischer Substanz leben können. Aber gerade aus diesem Gegensatz ziehen die beiden Organismenarten in dem merkwürdigen Doppelwesen, das wir Flechte nennen, besondere Vortheile, durch welche sie sich in ihrem Gedeihen gegenseitig fördern.

In Folge des hohen Anpassungsgrades der Pilz- und Algenzellen an einander und der damit Hand in Hand gehenden specifischen Formbildung des durch sie gemeinsam erzeugten Aggregates erscheint jede Flechte in hohem Maasse als ein einheitlicher Organismus, der

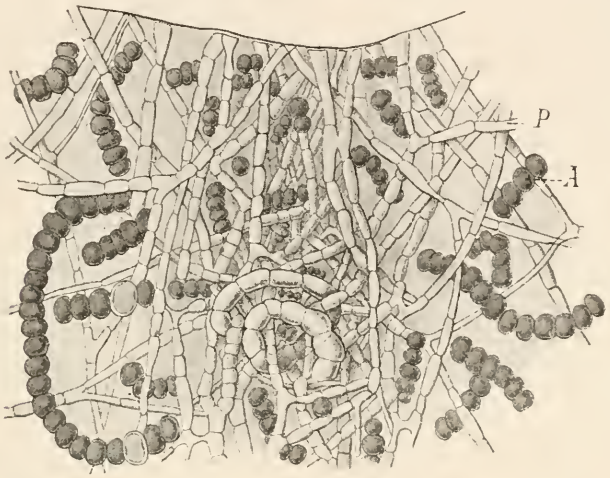



**Fig. 13. Stark vergrösserter Durchschnitt durch ein Stück Flechte.** Nach Stahl.

Die Flechte setzt sich zusammen 1) aus den Pilzfäden (*P*), die, sich in allen Richtungen durchkreuzend, ein dichtes Geflecht bilden, und 2) aus den Algenzellen (*A*), die, grün gefärbt und wie Stücke einer Perlschnur aneinander gereiht, im Pilzgeflecht liegen.

sich von einem artgleichen Aggregat kaum unterscheiden lässt. In einem Punkt aber tritt in voller Klarheit die Natur des Doppelwesens zu Tage, nämlich in der Art ihrer Fortpflanzung. Eine Pilzzelle besitzt niemals die Fähigkeit, eine Algenzelle, und diese ebenso wenig die Fähigkeit, eine Pilzzelle hervorzubringen. Die eine Zellenart kann auf die andere ihre Eigenschaften nicht übertragen. Soll ein neuer Flechtenorganismus daher gebildet werden, so ist dies nur in der Weise möglich, dass der Pilzkörper (*P*) und der Algenkörper (*A*) ihre eigenen Fortpflanzungszellen liefern, und dass beide dann bei ihrer Keimung wieder durch Zufall zusammen geführt werden und sich zu einem Aggregat von neuem vereinigen. Aus der Pilzspore wächst ein Keimfaden hervor, der sich zwar eine Zeit lang durch Sprossung weiter vermehren kann, aber schliesslich zu Grunde geht, wenn er nicht mit der zugehörigen Algenart zusammen trifft. Ist dies aber geschehen,

so legt er sich derselben innig an und umspinnt sie mit Seitenästen, die er treibt. Beide beeinflussen sich dann in der Art ihres Wachsthums so sehr, dass sie zusammen Formen bilden, welche weder mit Pilzen noch mit Algen eine entfernte Aehnlichkeit haben.

„Es leuchtet ein," bemerkt Sachs, „dass die chlorophyllhaltigen Algen im Flechtenkörper geradeso als Assimilationsorgane wirksam sind wie die chlorophyllhaltigen Zellen etwa in der Rinde eines grünen Stengels oder in einem Blatt. Ihre Assimilationsproducte kommen dem Flechtenpilz als Nahrungsmaterial zu Gute, während umgekehrt die zur Assimilation nöthigen Aschenbestandtheile den Algenzellen durch den Pilz zugeführt werden. Durch dieses Convivium aber werden die Flechten nunmehr unabhängig von einem organischen Substrat. Während alle übrigen Pilze Parasiten oder Humusbewohner sind, können sich die Flechten auf rein mineralischem Boden, selbst auf der Oberfläche krystallinischen Gesteins ansiedeln, da ja die in ihnen enthaltene Alge sie unabhängig macht." Wir finden sie „befähigt, die unorganische Substanz von Gesteinen, z. B. des Granites, zu zersetzen, um, ähnlich wie die Wurzeln der höheren Pflanzen, diejenigen Mineralstoffe zu gewinnen, welche ihre chlorophyllhaltigen Zellen, die Algen in ihrem Gewebe, zur Assimilation bedürfen. Indem also diese Pilze mit bestimmten Algen sich vereinigen, um sich von ihnen ernähren zu lassen, gewinnen sie eine Freiheit in der Wahl ihrer Wohnorte, die keinem anderen Pilz zu Gebote steht." Entweder bilden sie, wie die Laubflechten, flächenartig ausgebreitete Blätter und Krusten, oder sie stellen, wie die Bartflechten, vielfach verzweigte Sträucher dar; mit einem Wort, sie erzeugen Gestalten, „wie sie sonst nur den typisch chlorophyllhaltigen Pflanzen eigen sind." Es handelt sich, wie bei diesen, so auch hier darum, die grünen Zellen in geeigneter Weise mit dem Licht und der Luft in Beziehung zu setzen, was entweder durch blattartige Ausbreitung oder durch vielfache Verzweigung des Gewebes zu erreichen ist (J. Sachs.)

Der Symbiose der Flechten lassen sich ebenso im Thierreich Erscheinungen zur Seite stellen, welche ein inniges Zusammenleben zweier artverschiedener Zellen lehren, allerdings ohne ein so interessantes Gesammtbild darzubieten, wie es für die Flechten einzig in seiner Art ist. Es handelt sich auch hier um ein constantes Zusammenleben thierischer Zellen mit niedersten, einzelligen Algenarten.

Wie 1871 durch den russischen Botaniker Cienkowsky auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien nachgewiesen wurde, kommen mit Constanz im Protoplasmakörper gewisser Radiolarienarten niederste, einzellige Algen vor, die sich in ihm durch Theilung vermehren und von anderen Forschern schon als gelbe Zellen beschrieben, aber für Bildungsproducte des Radiolarienkörpers selbst gehalten worden waren.

Einige Jahre später machten mein Bruder und ich die Entdeckung, dass bei zahlreichen Actinienarten in der den Urdarm auskleidenden Zellenschicht zahlreiche kleine, gelbe Zellen (Fig. 14 *A*) eingebettet sind, die wir auf Grund ihres ganzen Verhaltens (Cellulosemembran, Stärkekörnchen, selbständige Vermehrung durch Theilung (Fig. 15 *A* u. *B*), Ueberleben beim Tode ihres Wirthes) für niederste, einzellige Algen erklärten. Sie haben sich direct in die geisseltragenden Cylinderzellen des Darmdrüsenblattes (Fig. 14) eingenistet, so dass fast jede einzelne von ihnen 2 bis 5 einschliesst. Sie gehören so sehr zum

charakteristischen Bestandtheil gewisser Actinienarten, dass sie in keinem Individuum vermisst werden, dass sie bei ihrem massenhaften Vorkommen der betreffenden Art ihre specifische grünliche, gelbliche oder bräunliche Färbung verleihen.

Aehnliche Genossenschaftsverhältnisse wie bei den Actinien wurden unmittelbar darauf noch in vielen anderen Fällen durch Brandt, Geddes, Graff, Geza Entz etc. nachgewiesen, nämlich bei mehreren Infusorien, bei Hydra viridis, bei Spongilla viridis, bei Medusen und Velellen, bei Stachelhäutern, Würmern und Schnecken. Meist sind hier die eingenisteten Algenzellen intensiv chlorophyllgrün gefärbt und dabei noch von einer viel geringeren Grösse als die gelben Algenzellen der Radiolarien und Actinien. Auch tragen sie, wie bei Hydra viridis, zum charakteristischen Habitus der betreffenden Art so wesentlich bei, dass sie geradezu ein wichtiges Artmerkmal abgeben.

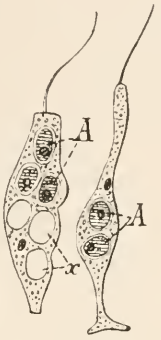



Fig. 14.

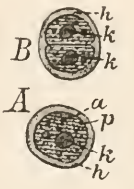



Fig. 15.

**Fig. 14. Zwei isolirte Entodermzellen einer Seerose** (Anthea cereus). Stark vergrössert.

Man sieht in der links stehenden Darmzelle drei gelbe Algenzellen (*A*), in der anderen zwei gelbe Algenzellen (*A*) eingebettet. In der linken Darmzelle gewahrt man noch drei Hohlräume, in welchen ursprünglich auch Algen gelegen haben, die aber bei der Präparation herausgefallen sind.

**Fig. 15. Gelbe Algenzellen, aus der Darmwand einer Seerose herausgedrückt.**

*A* Ungetheilt. *B* In Zweitheilung. *h* Cellulosehülle. *k* Kern. *a* Stärkekörnchen.

Wie bei den Flechten scheint aus der Symbiose von Thier- und Algenzellen ebenfalls ein gegenseitiger Nutzen zu erwachsen, so dass man von einem parasitischen Verhältniss nicht gut reden kann. Wahrscheinlich kommt die Kohlensäure, welche in dem thierischen Gewebe als Abfallsproduct bereitet wird, den Algen zu Gute, während der Sauerstoff, welcher im Stoffwechsel der Algen entsteht, von den Thierzellen wieder aufgenommen und zur Oxydation der als Nahrung dienenden organischen Substanzen verwendet wird. Dazu gesellen sich vielleicht noch andere Vortheile auf beiden Seiten. Eingenistet in den Geweben der Thiere, sind die Algen den Nachstellungen anderer Geschöpfe entzogen; sie können daher unter diesen in jeder Beziehung günstigen Bedingungen rascher wachsen und sich durch Theilung fortpflanzen, als es ohnedem möglich wäre, wofür die Massenhaftigkeit ihres Auftretens in klarer Weise spricht. Die Thiere dagegen beherbergen in den Algenzellen ein sehr nützliches Nährmaterial, das sich durch Fortpflanzung selbst erhält, indem sie ihnen wahrscheinlich überschüssige Producte ihrer Assimilation, wie Stärke und Zucker, theilweise entziehen.

Von solchen Gesichtspunkten aus betrachtet, bietet uns der Haushalt eines mit Algen zusammenlebenden Thieres ein interessantes Schauspiel dar. In ihrer Symbiose vollzieht sich gewissermaassen derselbe Kreislauf der Stoffe, der in der gesammten Natur zwischen Thier- und Pflanzenreich stattfindet, auf allerengstem Raume zwischen pflanzlichen und thierischen Zellen, die durch Symbiose scheinbar zu einer Individualität vereinigt sind.

## III. Die parasitische Vereinigung.

Von der Symbiose sind als eine zweite Gruppe solche Verbindungen zweier artungleicher Zellen zu unterscheiden, innerhalb welcher die eine durch die andere Art in ihren Lebensprocessen wesentlich geschädigt wird. Beide Zellenarten befinden sich gewissermaassen in einem Kampf mit einander. Im Gegensatz zur Symbiose bezeichnen wir die Verbindung daher als eine parasitäre, und wir begeben uns bei ihrer Betrachtung vom normalen auf das pathologische Gebiet.

In die Gewebe höherer Organismen können fremdartige Zellen, durch besondere Verhältnisse begünstigt, eindringen, in ihnen einen geeigneten Boden für ihre Vermehrung finden und durch ihren Einfluss auf die Wirthsgewebe charakteristische Gewebsformen hervorrufen, die man in der pathologischen Anatomie Infectionsgeschwülste nennt. Diese zeigen je nach der Localität, in der sie entstanden sind, und je nach der fremdartigen Organismenart, welche sie veranlasst hat, ein durchaus eigenartiges Gepräge, aus welchem man sofort einen Schluss auf den specifischen Krankheitserreger machen kann.

Auf die Anwesenheit von Tuberkelbacillen sind die eigenthümlichen Miliartuberkeln und die knötchenförmigen Geschwülste in der Haut bei Lupus zurückzuführen. Das syphilitische Contagium bedingt je nach den Organen, in denen es zur Entwicklung gekommen ist, eine ganze Reihe typischer Geschwulstformen, Condylome, Gummata etc. Die verschiedenen Arten der Carcinome und Sarcome endlich sind nach den vergleichend pathologischen Untersuchungen von Pfeiffer höchst wahrscheinlich auch parasitären Ursprungs, wenn es auch noch nicht geglückt ist, den Mikroorganismus, der in die Gruppe der Plasmodien und Sarcosporidien zu gehören scheint, isolirt darzustellen, in Reincultur zu züchten und zu überimpfen.

Durch das Zusammenleben zweier artverschiedener Zellen wird in den pathologischen Geschwülsten die gegentheilige Erscheinung wie bei der Symbiose hervorgerufen. Während hier die Stoffwechselprocesse der beiden verbundenen Organismen trotz ihrer Verschiedenartigkeit doch zu einander passen, so dass der eine den andern nicht schädigt, im Gegentheil ihm in vielen Fällen sogar ganz offenbaren Nutzen bringt, übt dort der Eindringling oder Parasit durch seinen Stoffwechsel eine bald mehr, bald weniger intensive Schädigung auf die umgebenden Gewebe des Wirthes, ja schliesslich auf seinen ganzen Organismus aus. Er wird für ihn zu einem Verderben bringenden, unter Umständen tödtlichen Gift.

Die Schädigung beruht weniger darauf, dass der Parasit dem Wirthsgewebe Nahrung entzieht, sondern ist in dem Umstand begründet, dass er bei seinem Stoffwechsel organische Verbindungen erzeugt, die schon in geringsten Dosen eine ganz erstaunliche Giftwirkung auf die Zellen des Wirthsorganismus ausüben. Von manchen Mikroorganismen ist es gelungen, die giftigen Stoffe oder Toxine zu isoliren und in concentrirtem Zustande darzustellen, das Tuberkulin, das Gift des Staphylococcus, des Diphtheriebacillus etc. Es ist überraschend, in welchen geringen Dosen die Toxine, welche in die Reihe der Proteinverbindungen gehören, wenn sie in den Kreislauf eines Thieres gebracht werden, die gefährlichsten Vergiftungssymptome bewirken, hohes Fieber, Lähmungen im Bereiche des Nervensystems,

fettige Entartungen der Zellen, namentlich der Nierenepithelien, durch welche die Ausscheidung und Entfernung der Toxine aus dem Blute besorgt wird.

Im Gegensatz zur Symbiose, bei welcher man z. B. die eingedrungenen Algenzellen als integrirende Bestandtheile der Gewebszellen selbst gehalten hat, erscheinen die pathologischen Geschwülste als etwas dem Organismus Fremdartiges, als Störungen seines Normalzustandes. Auch zeigen sie uns theils eine directe Schädigung der Wirthszellen, theils reactive Erscheinungen vom Wirthsorganismus zur Abwehr der ihm fremdartigen Mikroben.

Um ein Beispiel anzuführen, so hat die Ansiedelung von Tuberkelbacillen zur Folge, dass durch den von ihnen ausgeübten Reiz die umgebenden fixen Gewebszellen in Wucherung gerathen und ein hirsekorngrosses Knötchen bilden, das aus protoplasmatischen, epitheloiden Zellen zusammengesetzt ist. Unter diesen entwickeln sich auch einzelne besonders protoplasmareiche und von vielen Kernen erfüllte Riesenzellen. Theils in den Zellen, theils zwischen ihnen finden sich die Bakteriencolonieen. Nach einiger Zeit lassen die von den Tuberkelbacillen befallenen Zellen Veränderungen des Kerns und Protoplasmas, Schrumpfung und Zerfall des ersteren, hyaline Degeneration des letzteren erkennen, Erscheinungen, die man als Coagulationsnekrose bezeichnet hat. Auf den fremdartigen Reiz reagirt dann auch die weitere Umgebung der vom Parasiten befallenen und veränderten Gewebspartie; es bilden sich entzündliche Erscheinungen aus unter Betheiligung des angrenzenden Gefässsystems; weisse Blutkörperchen wandern nach dem Ort der Schädigung hin, dringen theilweise zwischen die epitheloiden Zellen selbst hinein und infiltriren die nächste Umgebung des Tuberkels. Indem beim weiteren Fortschreiten der Coagulationsnekrose die centralen Partieen absterben, kommt es schliesslich zur sogenannten Verkäsung des Tuberkels.

## Literatur zu Capitel III.


1) **Beresowsky.** *Ueber die histologischen Vorgänge bei der Transplantation von Hautstücken auf Thiere einer anderen Species. Ziegler's Beiträge zur patholog. Anat. und zur allgemeinen Pathologie. Jena 1893.*
2) **P. Bert.** *Recherches expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre des tissus animaux. Annales des sciences naturelles, sér. V. Zoologie t. V. 1886.*
3) **G. Born.** *Ueber Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. Verhandl. d. anatomischen Gesellsch. in Basel 1895.*
4) *Derselbe. Die künstliche Vereinigung lebender Theilstücke von Amphibienlarven. Jahresber. d. Schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur. Medic. Section. 1894.*
5) *Derselbe. Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. IV. 1897.*
6) **Brandt.** *Ueber das Zusammenleben von Thieren und Algen. Verhandl. der physiol. Gesellsch. zu Berlin 1881.*
7) *Derselbe. Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei den Thieren. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel Bd. IV. 1883. (Daselbst auch ausführlicher Literaturbericht.)*
8) **de Bary.** *Ueber die Erscheinung der Symbiose. Strassburg 1879.*
9) **v. Gärtner.** *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. 1849.*
10) **P. Geddes.** *On the nature and functions of the yellow cells of the Radiolarians and Coelenterates. Proceedings of Royal Society of Edinburgh 1882.*
11) **Geza Entz.** *Ueber die Natur der „Chlorophyllkörperchen" niederer Thiere. Biolog. Centralbl. Bd. I u. II. 1882. 1883.*

12) **Graff.** *Monographie der Turbellarien. Leipzig 1882.*
13) **Oscar Hertwig** *u.* **Richard Hertwig.** *Die Actinien anatomisch und histologisch etc. untersucht. 1879. Die gelben Zellen im Körper der Actinien. Seite 39.*
14) **Oscar Hertwig.** *Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreiche. 1883.*
15) *Derselbe. Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. 1894. pag. 62. Die Erscheinungen der vegetativen Affinität.*
16) **Joest.** *Transplantationsversuche an Lumbriciden. Morphologie und Physiologie der Transplantationen. Archiv f. Entwicklungsmechanik Bd. V. 1897.*
17) **Landois.** *Die Transfusion des Blutes. Leipzig 1875.*
18) **Léopold Ollier.** *Recherches expérimentales sur la production artificielle des os au moyen de la transplantation du périoste etc. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux. J. II. 1859.*
19) *Derselbe. Recherches expérimentales sur les greffes osseuses. Ebenda t. III. 1860.*
20) **Ponfick.** *Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Transfusion etc. Virchow's Arch. Bd. LXII.*
21) **v. Recklinghausen.** *Die Wiedererzeugung (Regeneration) und die Ueberpflanzung (Transplantation). Handbuch der allgemeinen Pathologie des Kreislaufs aus: Deutsche Chirurgie 1883.*
22) **Julius Sachs.** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. pag. 472—476. 1882.*
23) **Adolf Schmitt.** *Ueber Osteoplastik in klinischer und experimenteller Beziehung. Arbeiten aus der chirurg. Klinik der Königl. Universität Berlin.*
24) **Schwendener.** *Untersuchungen über den Flechtenthallus etc. Nägeli's Beiträge zur wissenschaftl. Botanik. 1860. 1862. 1868.*
25) **Stahl.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft 2. Leipzig 1877.*
26) **Trembley.** *Memoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. 1744.*
27) **H. Vöchting.** *Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie (ausführliches Literaturverzeichniss). Tübingen 1892.*
28) **Georg Wetzel.** *Transplantationsversuche mit Hydra. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XLV.*

# VIERTES CAPITEL.

## Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus.

Als Theile eines Organismus stehen alle Zellen in Beziehung zu einander und müssen in dieser oder jener Weise Wirkungen aufeinander auszuüben im Stande sein; nicht minder sind sie vom Gesammtorganismus abhängig, wie sie selbst auch wieder in geringerem oder höherem Grade seinen Gesammtzustand mit bedingen. In die Mittel und Wege, auf denen im Gesammtorganismus die Zellen in Verkehr mit einander treten, einen ungefähren Einblick zu gewinnen, ist die Aufgabe des vierten Capitels.

Dass zur Zeit auf dem Gebiet unsere Kenntnisse noch recht oberflächliche sind, sei gleich hervorgehoben. Vielleicht gibt die folgende Darstellung zu eingehenderen Untersuchungen eine Anregung. Es werden hier vier Wege unterschieden, auf denen die Zellen des Organismus in Verkehr mit einander treten:

I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Contact ihrer Oberflächen.
II. Verbindungen der einzelnen Zellen unter einander durch Protoplasmafäden.
III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfibrillen.
IV. Verkehr der Zellen durch die im Organismus circulirenden Säfte.

### I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Contact ihrer Oberflächen.

So lange die Zellen nicht von Membranen umgeben sind, wird eine dichte Aneinanderlagerung der Rindenschichten ihrer Protoplasmakörper schon hinreichen, dass sich Reize von dem einen auf den anderen unmittelbar fortpflanzen. Es ist daher denkbar, dass bei den Thieren am Anfang ihrer Embryonalentwicklung, wo die nackten Zellen, zu den Keimblättern zusammengefügt, sich unmittelbar berühren, allein auf diesem Wege eine Beeinflussung stattfindet. Doch wird neuerdings auch das Vorkommen von Protoplasmabrücken beschrieben (siehe S. 39).

Durch blossen Contact der Zellen können vielleicht auch im entwickelten Organismus, wie zum Beispiel innerhalb mancher Epithelarten (Flimmerepithel, Epithel des Darmkanales etc.) Reizübertragungen stattfinden.

Es genügt, auf diese Möglichkeiten aufmerksam gemacht zu haben, da genauere Kenntnisse hierüber zur Zeit noch fehlen.

## II. Verbindungen der einzelnen Zellen durch Protoplasmafäden. (Intercellularbrücken.)

### 1. Histologische Befunde.

Auf Grund verschiedener Beobachtungen haben einige Botaniker und Thierphysiologen die Hypothese aufgestellt, dass wahrscheinlich alle einzelnen Zellen eines vielzelligen Organismus durch feine Fäden unter einander in directem Zusammenhang stehen. Sie sprechen sich schon vom physiologischen Standpunkt aus gegen das Wort Zellenstaat aus, mit welchem man so häufig den pflanzlichen und thierischen Körper bezeichnet findet, und erklären ihn für einen einheitlichen, mächtigen Protoplasmakörper, in welchen von Strecke zu Strecke Kerne als Mittelpunkte des Stoff- und Kraftwechsels (Synergiden von Sachs) eingebettet und Membranen und Zwischensubstanzen zu theilweiser Sonderung, zur Stütze und zu anderen Zwecken eingelagert sind.

In diesem Sinne sprechen sich J. Sachs und Russow aus; nach ihnen ist „die multicelluläre Pflanze von der unicellulären nur dadurch verschieden, dass in ersterer das Protoplasma von zahlreichen sieb- oder gitterartig durchbrochenen Platten durchsetzt wird, während bei letzteren das Protoplasma ungekammert bleibt".

In der von Sachs gegebenen Fassung ist die Lehre von dem continuirlichen Zusammenhang aller Protoplasmatheile eines vielzelligen Organismus ohne Frage nicht haltbar; sie ist den Thatsachen nicht entsprechend. Denn in sich abgeschlossene, isolirte Zellen gibt es unfehlbar bei Pflanzen sowohl, wie bei Thieren. Bei ersteren sind die Schliesszellen der Athemspalten, bei letzteren die Lymphkörperchen, Blutzellen, manche Knorpelzellen, quergestreifte Muskelprimitivbündel etc. zu nennen. Von solchen Fällen abgesehen, sind allerdings Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen sehr häufig nachweisbar, und es ist wohl auch zu erwarten, dass die Nachweise derartiger Verbindungen sich noch erheblich mehren werden, je mehr man auf den wichtigen Gegenstand achtet und eigene Methoden zu dem Zwecke ausbildet.

Von den vorliegenden Untersuchungen sind folgende Ergebnisse als die wichtigsten aufzuführen.

1) In einer sehr typischen und regelmässigen Verbindung unter einander stehen die Zellen im Körper der verschiedenen Volvoxarten, jener niederen Algengattung, welche eine so grosse Aehnlichkeit mit dem Keimblasenstadium in der Entwicklung der Thiere zeigt.

Bei Volvox aureus (Fig. 16 *A* und *B*) ist jede einzelne in der trophischen Hälfte der Blasenoberfläche gelegene Zelle in eine dicke, weiche Gallerte eingehüllt, mit 2 langen Geisseln ausgerüstet und mit 5 oder 6 Nachbarzellen durch je einen langen, feinen Protoplasmafaden

verbunden. In der generativen Hälfte sind die Verbindungsfäden zahlreicher (Fig. 17); namentlich werden die hier entstehenden grossen Sporen durch Bündel von 3 bis 6 Fäden mit den einzelnen Zellen ihrer Umgebung in Zusammenhang getroffen; die Verbindungen bleiben

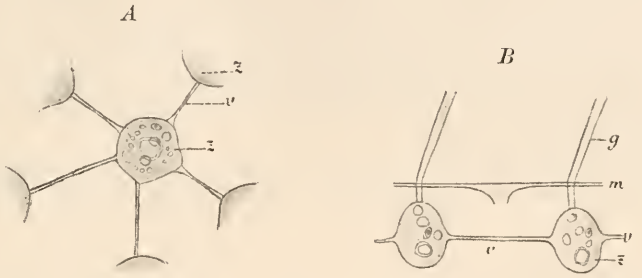



**Fig. 16.** *A* **Lebende Zelle von Volvox aureus von oben gesehen, mit fünf Plasmaverbindungen.** *B* **Zwei Zellen von Volvox aureus, welche ihre Geisseln durch die Hülllamelle hindurchsenden, im Längsschnitt;** beide Zellen sind durch eine vom Schnitte getroffene Plasmaverbindung verknüpft. Nach Arthur Meyer. *z* Volvoxzelle. *v* Verbindungsfaden. *m* Membran. *g* Geissel.

sogar noch einige Zeit erhalten, wenn die Spore schon in 2, 4 und mehr Theilstücke zerfallen ist.

Bei Volvox globator ist das Verhältniss ein etwas anderes (Fig. 18). Die einzelnen Zellen senden einander 5 bis 7 dicke Arme entgegen, welche aber an den Stellen, wo sie sich treffen, von einander durch eine

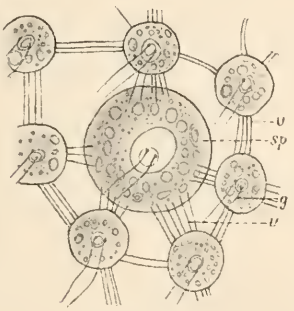



Fig. 17.

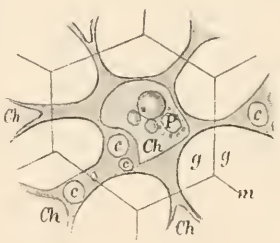



Fig. 18.

**Fig. 17. Spore aus einer jungen, noch nicht ausgeschlüpften Kugel von Volvox aureus,** mit den Nachbarzellen durch Plasmafäden verbunden. Nach Arthur Meyer.

**Fig. 18. Einzelnes Zellenindividuum der trophischen Hemisphäre von Volvox globator,** von oben gesehen. Nach Arthur Meyer.
*c* Contractile Vacuolen. *Ch* Chromatophor. *P* Pyrenoid. *m* Die Hülllamelle. *g* Gallerte der Membran. *sp* Spore. *g* Geissel. *v* Verbindungsfaden.

feine Membran (*m*) getrennt werden, von welcher der Gallertmantel (*g*) der einzelnen Zellen noch besonders umhüllt ist. Die Membran verhält sich ähnlich wie die Schliesshaut zwischen den an einander grenzenden Tüpfeln zweier Pflanzenzellen. Sie wird von 2 bis 3 feinen Poren durchsetzt, durch welche sehr zarte Verbindungsfädchen von einem Protoplasmaarm zum andern hinüberziehen.

2) Seit der Entdeckung von Tangl (1879), dass im Endosperm der Phanerogamen (Fig. 19) die Zellen durch Protoplasmafädchen verbunden sind, ist die Aufmerksamkeit der Botaniker auf die Frage nach dem Zusammenhang der Zellen unter einander gelenkt worden. Russow, Gardener, Hicks, Hillhouse, Kienitz, Gerloff und Andere haben an den verschiedensten pflanzlichen Objecten den Nachweis geführt, dass in der Cellulosemembran feinste Poren vorkommen, durch welche sehr schwer sichtbar zu machende Protoplasmafädchen hindurchtreten und den protoplasmatischen Inhalt einer Zelle mit dem ihres Nachbarn verbinden.

Am leichtesten sind solche Verbindungen an den Siebröhren zu erkennen, langen, auf einander folgenden Schläuchen, die durch

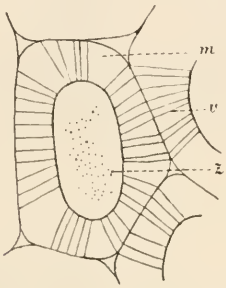



**Fig. 19. Zellen aus dem Endosperm von Chamaerops excelsa aus der Peripherie des Endosperms.** Nach A. Meyer. Die Zellen wurden erst mit Kalilauge, dann mit Schwefelsäure (1 + 3 Wasser), hierauf mit Jodjodkalium II und wieder mit Schwefelsäure (1 + 3) und schliesslich mit Methylviolett behandelt. So wurden die Kanäle deutlich gefärbt, in denen die Plasmaverbindungen verliefen. 660fach vergrössert.

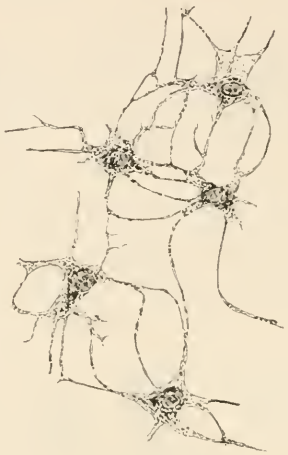


Fig. 20.

**Fig. 20. Hornhautkörperchen, durch Protoplasmafäden zu einem Netz verbunden, aus einem Flächenschnitt einer vergoldeten Hornhaut vom Kalbsauge.**

quere Scheidewände, die Siebplatten, getrennt sind. Jede Platte ist wie ein Sieb von zahlreichen Poren durchsetzt, durch welche die Protoplasmakörper der an einander grenzenden Schläuche continuirlich in einander übergehen.

Verbindungen scheinen ferner überall an solchen Stellen vorhanden zu sein, an denen die Zellwände Tüpfel besitzen. Doch ist gewöhnlich der Nachweis mit grossen Schwierigkeiten verknüpft und nur mit stärkster Vergrösserung zu führen. Am besten fertigt man feine Schnitte an, bedeckt sie mit einem Tropfen Schwefelsäure, wäscht nach einigen Secunden den Schnitt in destillirtem Wasser aus und färbt ihn darauf mit einem Gemisch von Pikrinsäure und Anilinblau in 50procentigem Alkohol. Die Plasmakörper, welche sich in Folge der Einwirkung der Schwefelsäure von der gequollenen Zellwand zurückgezogen haben, sind dunkelblau gefärbt, ebenso feine Fortsätze, die zu den Tüpfeln gehen, durch die dünne Schliesshaut hindurchtreten und sich mit entsprechenden Fortsätzen der Nachbarzellen

verbinden. Die ganze Structur ist ausserordentlich zart. Daher zeigen, wie STRASBURGER bemerkt, „uns nicht alle Plasmakörper ihre gegenseitige Verbindung gleichzeitig, vielmehr nur diejenigen, die bei Ausführung des Schnittes in keiner Weise gelitten hatten, und die rasch durch die Schwefelsäure fixirt wurden. Die lädirten, respective die nicht rasch genug fixirten Stellen haben ihre Fortsätze eingezogen". —

3) Im thierischen Körper sind Verbindungen der Zellen unter einander schon seit langer Zeit bekannt. Am leichtesten sind sie in manchen Formen der Bindesubstanz nachzuweisen. Die sternförmigen Zellen im Gallertgewebe sind durch zahlreiche, fein verzweigte Ausläufer in einer noch reichlicheren Weise unter einander in Zusammenhang gesetzt als die Zellen einer Volvoxkugel. Von faserigen Bindesubstanzen liefert uns die Hornhaut (Fig. 20) ein sehr beweisendes Präparat, wie die in den Saftlücken eingeschlossenen Hornhautkörperchen sich durch sehr zahlreiche Protoplasmafädchen zu einer Art Netzwerk verbinden. Im Zahnbein hängen die Elfenbeinzellen durch ihre auf's feinste verzweigten Zahnbeinfasern, im Knochen die Knochenkörperchen durch ihre Ausläufer zusammen, während im Knorpel die Elemente allerdings für gewöhnlich für sich isolirt zu sein scheinen, wenn man vom Knorpel der Schädelkapsel der Cephalopoden (Fig. 21) und einigen anderen Ausnahmen absieht.

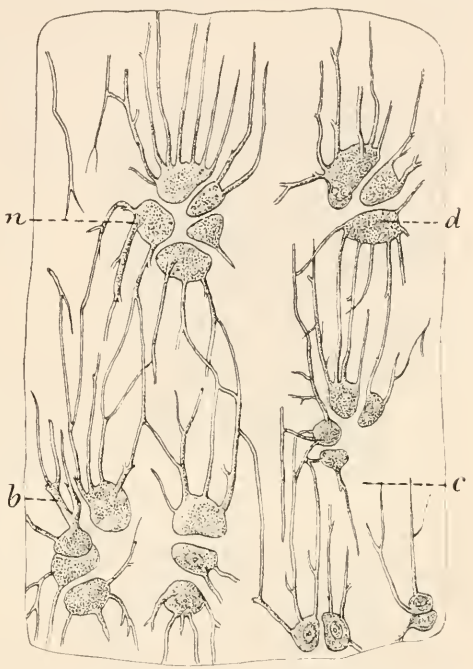



**Fig. 21. Kopfknorpel vom Calmar, in Pikrinsäure und Glycerin untersucht.** Nach RANVIER.

*c* Grundsubstanz. *d* Zellkörper. *b* Anastomosirende Ramificationen der Zellen.

Grössere Schwierigkeiten bereitet der Nachweis der Zellverbindungen bei den Epithelien. Doch hat auch hier die Lehre von den Zellbrücken allmählich einen festeren Boden gefasst, seitdem BIZZOZERO und Andere nachgewiesen haben, dass die von MAX SCHULTZE zuerst beschriebenen Stacheln und Riffe der Zellen des Rete Malpighi nicht wie die Zähne einer Knochennaht in einander greifen, sondern Fäden sind, die sich zwischen benachbarten Zellen allseitig ausspannen und kleine, mit Lymphe erfüllte, intercellulare Spalten überbrücken. Man kann daher jetzt die unter dem Stratum corneum der Oberhaut gelegene weiche Schicht als ein einziges, der Lederhaut aufgelagertes Netzwerk von Zellen betrachten, welches den ganzen Körper überzieht. Das Netzwerk (Fig. 22) setzt sich aus kleinen, theils cylindri-

schen, theils polygonalen, theils abgeplatteten Protoplasmaklümpchen mit ihren Kernen zusammen, welche auf der einen Seite durch feine, dem Lymphsystem hinzu zu rechnende Intercellularspalten von einander gesondert, auf der andern Seite aber auch wieder durch zahlreiche feine, durch die Lücken ausgespannte Fäden (Intercellularbrücken) zu einem zusammengesetzten System verbunden werden.

Von verschiedenen Forschern (Neyt, Kolossow, Cohn, Garten, Carlier) ist der Versuch gemacht worden, einen Zusammenhang der Zellen auch für andere Formen des Epithels mittelst besonderer Präparations- und Färbemethoden nachzuweisen. Nach Cohn, Garten, Carlier sollen sich die Cylinderzellen des Magens und Darmkanals an ihren Seitenwänden durch zahlreiche quere Fädchen verbinden. Kolossow beschreibt Intercellularbrücken und Intercellularlücken von den einfachen Plattenepithelien der serösen Häute, Neyt von der einfachen Zellschicht der Descemet'schen Membran, worüber in der speciellen Gewebelehre das Genauere später berichtet werden wird.

**Fig. 22. Untere Zellenschicht vom Kiemenblattepithel einer Salamanderlarve bei Flächenbetrachtung.** Nach Flemming.

Die Intercellularlücke (*i*, hell) sehr weit, die Zellenkörper auf zackige Formen contrahirt. In der Mitte eine Wanderzelle in den Lücken mit lang ausgestreckten Fortsätzen; ferner eine solche, zu Kugelform contrahirt, in Mitose. *zb* Zellbrücken.

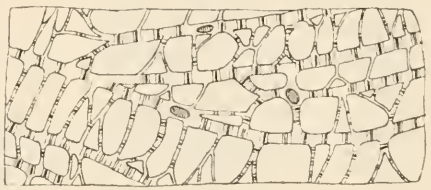


**Fig. 23. Muskulatur eines Darmdrüsenschlauchs von Procellio scaber.** Nach Weber.

Zellenverbindungen werden drittens auch in der Gruppe der Muskelgewebe angetroffen. Schon zur Zeit Schwann's hat man das einzelne Muskelprimitivbündel eine Zellfusion genannt. Es ist, wie wir jetzt besser sagen, ein Syncytium, zusammengesetzt aus vielen Hunderten von Zellen, welche als sogenannte Muskelkörperchen überall in der contractilen Substanz vertheilt und wahrscheinlich unter einander durch feine Protoplasmafädchen vereint sind. Eigenartige netzförmige Verbindungen quergestreifter, sich verästelnder Muskelzellen (Fig. 23) finden sich in der Darmwand der Insecten. In dem glatten Muskelgewebe der Säugethiere endlich ist durch die Untersuchungen von Kultschitzky, Barfurth, Cohn, Klecki, Werner gewissermaassen eine ähnliche Anordnung und Verbindung wie in dem geschichteten Plattenepithel nachgewiesen worden (Fig. 24 und 25). Die dicht neben einander gelegenen Muskelspindeln sind durch ausserordentlich feine Spalträume von einander getrennt und dabei durch dünne Fäden und Lamellen wie durch Brücken unter einander verbunden.

In unserer Aufzählung sind viertens auch die Eizellen nicht zu vergessen (Fig. 26). Nach den Untersuchungen von Paladino und Retzius hängen sie während ihrer Entwicklung im Eierstock, ähnlich wie die Sporen in einer Volvoxkugel mit den benachbarten Zellen, so

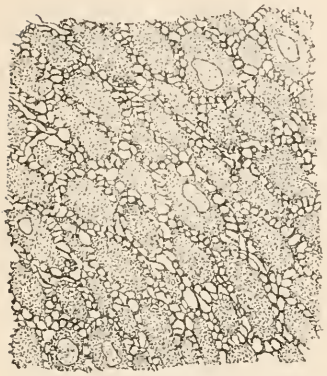


Fig. 24.

Fig. 25.

**Fig. 24. Querschnitt der Muscularis des Darms der Katze.** Sublimat Rubin. Nach Bohemann.

**Fig. 25. Längsschnitt der Muscularis des Darms der Katze.** Nach Bohemann.

hier mit den Follikelzellen zusammen. Letztere verlängern sich in zarte Protoplasmafortsätze, welche in die Porenkanälchen der Zona pellucida eindringen und in den Dotter des Eies übergehen.

Die bisher beschriebenen Zusammenhänge finden zwischen den zusammengehörigen Elementen einer Gewebsgruppe entweder des Bindegewebes oder des Epithels oder des Muskelgewebes statt. Indessen werden von einigen Forschern, wie von Leydig und namentlich in jüngster Zeit von Schuberg, Befunde mitgetheilt, nach welchen an diesen und jenen Körperstellen verschiedener Thiere auch directe protoplasmatische Verbindungen zwischen Zellen verschiedener Gewebsformen, zwischen Epithel- und Bindegewebszellen, zwischen Endothel- und glatten Muskelfasern oder diesen und Bindegewebszellen vorkommen sollen.

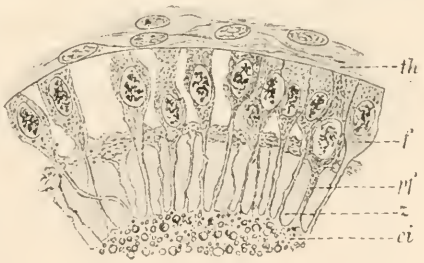



**Fig. 26. Stück eines Durchschnitts durch einen Eifollikel vom Kaninchen eierstock.** Nach Retzius.
*ei* Stück der Eirinde mit Protoplasmafäden (*pf*), welche, die Zona pellucida (*z*) durchsetzend, sich mit den Follikelzellen (*f*) verbinden. *th* Theca folliculi.

Zum Schluss der Zusammenstellung sei noch erwähnt, dass neuerdings Hammar auch den Nachweis zu führen sucht, dass zwischen den Furchungszellen der Eier von Echinus miliaris an den nach aussen gerichteten Flächen primäre Zusammenhänge bestehen.

In wie weit in einem Theil der hier referirten Angaben der Sachverhalt richtig dargestellt ist, lässt sich zur Zeit noch nicht

übersehen. Jedenfalls sind für manche Verhältnisse noch genauere Darstellungen und Bestätigungen von anderer Seite abzuwarten. Denn die Frage des Zusammenhanges der Zellen im thierischen Körper ist vielfach sehr schwierig zu entscheiden; sie ist indessen eine so wichtige, dass nur gewünscht werden kann, es möchten sich die besonders auf sie gerichteten Detailuntersuchungen vermehren und die zum Ziele führenden Methoden noch vervollkommnet werden.

### 2. Die physiologische Bedeutung.

Die physiologische Bedeutung der Plasmaverbindungen zwischen den Zellen kann eine doppelte sein.

Einmal haben wir in ihnen Bahnen zu erblicken, auf denen Reize von einer Zelle auf die andere übertragen werden. Zweitens können sie auch zum Transport von Stoffen dienen.

#### a. Die Reizleitung durch Protoplasmaverbindungen.

Im Vergleich zur Nervenleitung wird wahrscheinlich die Uebertragung durch Protoplasmafäden eine viel weniger rasche und intensive, aber dafür vielleicht eine mehr continuirliche und durch ihre Dauer eine wirksamere sein. Wenn man die Leistungen eines Telephons berücksichtigt, und überlegt, wie durch einen einfachen Metalldraht auf grosse Entfernungen hin Sätze und complicirte Melodieen mitgetheilt werden können, dann wird man auch die Möglichkeit nicht in Abrede stellen können, dass durch einen feinen Faden des viel höher organisirten Protoplasmas complicirte Zustände eines Plasmakörpers sich anderen mittheilen können.

Mit Hülfe des Versuchs wird es möglich sein, hier und da in das Wesen der Reizübertragung durch Protoplasmabrücken tiefere Einblicke zu gewinnen, wie durch das folgende von Pfeffer ausgeführte Experiment.

Schon im ersten Buch (Seite 264) wurde mitgetheilt, dass das Protoplasma einer Pflanzenzelle nur unter dem Einfluss des Kerns befähigt ist, eine Cellulosemembran auszuscheiden. Wird ein durch Plasmolyse von der Zellhaut abgelöster Plasmakörper durch äussere Eingriffe in einen kernhaltigen und einen kernfreien Theil zerlegt, so umgibt sich nur der erstere bei vollständiger Trennung mit einer neuen Membran. Dagegen scheidet auch der kernfreie Theil Cellulose ab, wenn er auch nur durch einen allerfeinsten Protoplasmafaden mit dem kernhaltigen Stück noch zusammenhängt.

Es lässt sich der Versuch noch in anderer Weise modificiren. Pfeffer hat Zellen eines Moosprotonema etc. derart präparirt, dass eine völlig isolirte kernfreie Protoplasmamasse der einen Zelle durch feine, die Zellwand durchsetzende Fäden mit dem kernführenden Inhalt der Nachbarzelle in Verbindung blieb. In diesem Falle bildete sich um das kernfreie Stück eine Membran aus. Sie trat aber nicht auf, wenn in der Nachbarzelle die trennende Querwand ebenfalls nur mit isolirtem, kernfreiem Protoplasma in Verbindung stand. Damit ist erwiesen, dass der zur Hautbildung erforderliche Reiz auch durch die feinen, die Scheidewand zweier Zellen durchdringenden Verbindungsfäden übermittelt werden kann.

Es steht nichts im Wege, Aehnliches auch für die Uebermittelung anderer functioneller Zustände anzunehmen. Aufgabe hierauf gerichteter Beobachtungen und Experimente wird es sein, das zur Zeit noch sehr spärliche Thatsachenmaterial zu vervollständigen.

b. Der Stofftransport durch Protoplasmaverbindungen.

Ausser der Reizleitung haben die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen in vielen Fällen der Stoffwanderung zu dienen. Bei den Pflanzen können wahrscheinlich durch sie kleinste Stärkekörnchen und Fetttröpfchen etc. direct von Zelle zu Zelle transportirt werden, wie Klebs, Russow, Pfurtscheller und andere Botaniker annehmen. Auch das Protoplasma selbst könnte auf diesem Wege von einer in die andere Zelle überwandern. Hieraus würde sich erklären, dass im Herbst beim Absterben der Blätter die Zellen mit Ausnahme der Schliesszellen ihren Inhalt verlieren (Kienitz, Meyer). Barfurth gibt an, den Transport feiner Körnchen aus einer Zelle in die andere auf der Bahn protoplasmatischer Verbindungsfäden direct an den lebenden Zellen des Zwiebelhäutchens beobachtet zu haben.

In der thierischen Literatur finden sich nur einzelne zerstreute Bemerkungen über das vorliegende Thema. Plato hat den Nachweis zu führen gesucht, dass die interstitiellen Zellen des Hodens vom Kater und anderen Säugethieren Fett in sich aufspeichern und es zu gewisser Zeit durch Röhrchen in der Tunica propria der Samenkanälchen an die Fussplatten der Sertoli'schen Zellen abgeben, von welchen es dann weiter als Nährmaterial den Samenzellen übermittelt wird. Die Zellbrücken, welche zwischen Ei und Follikelepithel nachgewiesen worden sind, werden ebenfalls von vielen Forschern für Ernährungswege gehalten.

## III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfibrillen.

Bei den Thieren ist ausser der Protoplasmaverbindung und wahrscheinlich auf Grundlage derselben noch eine zweite höhere Form des Zusammenhangs zwischen den Elementartheilen in der Nervenverbindung entstanden. Durch sie wird eine directe, unmittelbare Beziehung zwischen räumlich weit getrennten Theilen mit Ueberspringung aller zwischengelegenen Gewebe hergestellt. Erregungszustände eines Körpertheils können so auf grosse Distancen in kürzester Zeit auf einen anderen weit entfernten Theil übertragen werden. Das functionelle Abhängigkeitsverhältniss der Elementartheile im Gesammtorganismus hat dadurch eine specifisch höhere Ausbildungsform angenommen. Wie gross dasselbe ist, lässt sich schon daraus ersehen, dass Durchschneidung der Nervenfasern in sehr vielen Fällen Degeneration der aus dem functionellen Zusammenhang gebrachten Zellelemente zur Folge hat.

## IV. Verkehr der Zellen durch die im Organismus circulirenden Säfte.

Ein stofflicher Verkehr und eine dadurch bedingte wechselseitige Abhängigkeit der Elementartheile von einander wird durch die Saft-

ströme herbeigeführt, die im vielzelligen Organismus circuliren. Es gilt dies sowohl für die Pflanzen, wie für die Thiere.

Bei den Pflanzen bewegen sich in Wasser gelöste Stoffe, die von den Wurzeln aus dem Boden aufgesaugt werden, nach den oberirdischen Theilen, um dort bei der Blatt- und Blüthenbildung verbraucht zu werden. Und umgekehrt werden von den oberirdischen Theilen durch den Assimilationsprocess wieder Stoffe erzeugt, die auch zum Wachsthum der Wurzeln dienen, welche ja selbst nicht im Stande sind, aus den dem Boden entzogenen Stoffen organische Substanz zu erzeugen. So muss im Pflanzenkörper beständig eine Stoffwanderung in entgegengesetzter Richtung vor sich gehen. In Folge dessen müssen oberirdische und unterirdische Theile sich in ihrem Wachsthum in gegenseitiger Abhängigkeit von einander befinden. Blätter und Blüthen können nur in dem Maasse erzeugt werden, als das Wurzelwerk im Stande ist, die dazu nöthigen Stoffe, Wasser und Salze, zu liefern, und umgekehrt.

Viel complicirter liegen die Beziehungen im thierischen Organismus. Verdauungssäfte werden in den Darmkanal ergossen, wo sie die aufgenommenen Speisen chemisch verändern und resorbirbar machen; die so entstandenen Nahrungssäfte werden von den Darmwandungen resorbirt und in den Lymph- und Blutstrom übergeführt. Lymphe und Blut circuliren in allen Theilen des Körpers, Stoffe aus den Geweben aufnehmend und wieder an sie abgebend. Ihre Zusammensetzung muss sich daher beständig ändern, da die einzelnen Organe: Speicheldrüsen, Leber, Niere, Geschlechtsdrüsen, Muskeln, Gehirn, Knochen, einen sehr verschiedenartigen Stoffwechsel gemäss ihrer verschiedenen Natur haben und hier diese, dort jene Stoffe aufnehmen und abgeben. Die normale Blutbeschaffenheit hängt daher von sehr zahlreichen Organen ab. Störung eines Theiles, wie zum Beispiel der Leber, des Pancreas, der Niere etc., ruft eine andere Blutmischung hervor und beeinflusst dadurch wieder den Stoffwechsel in den verschiedensten anderen Organen.

Durch Einbringung von Arzneimitteln in den Körper, entweder in den Darmkanal oder direct in das Blut oder in den Lymphstrom, kann man auf dieses oder jenes Organ, auf dieses oder jenes Gewebe, je nachdem es besondere Affinitäten zu den eingeführten chemischen Stoffen besitzt, unmittelbar eine Wirkung ausüben. Narcotica rufen Erscheinungen am Nervensystem hervor, Pilocarpin an den verschiedensten Drüsen, Eisen- und Manganverbindungen in den rothen Blutkörperchen, Tuberculin in den Geweben, wo sich Tuberkelbacillen angesiedelt haben.

Eine noch ungleich grössere Bedeutung für die Wechselbeziehungen der Elementartheile zu einander lässt Darwin die Säfte in seiner Theorie der Pangenesis spielen. Um die Erscheinungen der Vererbung zu erklären, lässt er von den Zellen sich kleinste organisirte Theilchen (die Keimchen oder Pangene) ablösen und durch die Säfte zu den Geschlechtsdrüsen geführt und in ihnen aufgespeichert werden. Der Keimchentransport ist indessen eine höchst unwahrscheinliche Hypothese, zu deren Gunsten sich nichts Thatsächliches vorbringen lässt. Eine allgemeine Physiologie hat daher mit ihr nicht zu rechnen. Näheres darüber findet sich in dem letzten Capitel, welches über die Geschichte einzelner Vererbungstheorieen handelt.

## Literatur zu Capitel IV.

### Pflanzen.


1) **Coulter.** *Continuity of protoplasm. Bot. Gaz. XIV. 1889.*
2) **Gardiner.** *On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. Arbeiten des botan. Instit. in Würzburg Bd. III. 1884.*
3) *Derselbe. The continuity of the protoplasm in plant tissue. Nature. Bd. 31. 1885.*
4) **Hick.** *Protoplasmic continuity in the fucaceen. Journ. of Bot. Bd. 23.*
5) **Hilhouse.** *Einige Beobachtungen über den intercellularen Zusammenhang von Protoplasten. Bot. Centralblatt Bd. 1883 pag. 89.*
6) **Kienitz Gerloff.** *Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze. Bot. Zeitung 1891.*
7) **Klebs.** *Ueber die neuen Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. Bot. Zeitung 1884 Nr. 29 Seite 443.*
8) **Klein.** *Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Jahrb. für wiss. Botanik Bd. XX. 1889.*
9) **Arthur Meyer.** *Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator aureus und tertius mit Rücksicht auf die thierischen Zellen. Bot. Zeitung Heft 11 u. 12. 1896.*
10) **Moore.** *Studies in vegetable biology. Observations on the continuity of protoplasm. Journ. of the Linnean Soc. XXI pag. 595—621. 1885.*
11) **Overton.** *Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox. Bot. Centralbl. 1889.*
12) **W. Pfeffer** *Ueber den Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Berichte der mathem.-physiol. Classe der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. zu Leipzig. 1896.*
13) **Tangl.** *Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzenreich. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Classe d. Wiener Akad. Bd. 90 Abth. I.*
14) **Wortmann.** *Ueber die Beziehungen der Reizbewegungen wachsender Organe zu den normalen Waehsthumserscheinungen. Bot. Zeitung 1889.*


### Thiere.


1) **Barfurth.** *Ueber Zellbrücken glatter Muskelfasern. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XXXVIII. 1891.*
2) *Derselbe. Zellücken und Zellbrücken im Uterusepithel nach der Geburt. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Berlin 1896 pag. 23.*
3) **Bizzozero.** *Ueber den Bau geschiehteter Pflasterepithelien. Molesehott's Untersuchungen Bd. XI. 1872.*
4) **Bohemann.** *Intercellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur. Anatom. Anzeiger Bd. X. 1894.*
5) **Bonnet.** *Schlussleisten von Epithelien. Deutsche medie. Wochensehrift 1895.*
6) **Carlier.** *On intercellular bridges in columnar epithelium. La cellule t. 11. Fase. 2. 1896.*
7) **Flemming.** *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.*
8) *Derselbe. Ueber Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Anatom. Hefte Bd. VI Heft 1. 1895.*
9) **S. Garten.** *Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Function. Archiv für Anat. u. Physiol., physiol. Abth., Heft 5 u. 6 p. 401. 1895.*
10) **Hammar.** *Ueber einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLVII. 1896.*
11) **Carl Klecki.** *Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubthiere. Dissert. Dorpat 1891. (Ausführliche Literaturangaben.)*
12) **Kolossow.** *Ueber die Structur des Pleuroperitoneal- und Gefässepithels. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893.*
13) **Kultschitzky.** *Ueber die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern mit einander. Biolog. Centralbl. Bd. VII pag. 572. 1888.*
14) **Mitrophanow.** *Ueber Intercellularbrücken und Intercellularlücken im Epithel. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXIX pag. 302.*
15) **A. Nicolas.** *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII.*
16) **Nüel et Cornil.** *Archives de biologie t. X. De l'endothélium de la chambre antérieure de l'œil, partieulièrement de celui de la cornée.*

17) **Paladino.** *I ponti intercellulare tra l' uovo ovarico e le cellule follicolari. Anatom. Anzeiger Bd. V pag. 254 u. Anatom. Anzeiger Bd. II.*

18) **Julius Plato.** *Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLVIII. 1896.*

19) **Ranvier.** *De l'endothélium du péritoine et des modifications qu'il subit dans l'inflammation expérimentale. Journ. de mikrographie XV ann. 1891 pag. 171.*

20) **Retzius.** *Die Intercellularbrücken des Eierstockeies und der Follikelzellen. Verhandl. der anatom. Gesellsch. 1889.*

21) **Schuberg.** *Ueber Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. Sitzungsber. d. Würzburger physiol.-medic. Gesellsch. 1891.*

## FÜNFTES CAPITEL.

### Das Causalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus. Reiz und Reizwirkung. Maschinenwesen und Organismus.

Ihrem Ursprung nach sind Pflanzen und Thiere, wie es die ersten Stadien ihrer embryonalen Entwicklung lehren, Aggregate von Zellen, welche, durch Theilung von einer gemeinsamen Mutterzelle entstanden, in eine innige Gemeinschaft zusammengetreten sind. Das zuerst aus ganz gleichartigen Elementen aufgebaute organische System macht darauf eine lange Reihe von Veränderungen durch, welche wir als seinen Entwicklungsprocess zusammenfassen, und durch welche es sich in die verschiedenartigsten, harmonisch zusammenwirkenden Theile, in die Organe und die Gewebe des pflanzlichen und thierischen Körpers sondert. Dabei bieten Anfangs- und Endzustand des dem Entwicklungsprocess unterworfenen organischen Systems die denkbar grössten Verschiedenheiten von einander dar; denn ein relativ Einfaches und Gleichartiges hat sich in ein ausserordentlich Zusammengesetztes und Verschiedenartiges allmählich umgewandelt.

Welches sind die Ursachen, die in dem sich entwickelnden organischen System die sich stufenweise vollziehenden Veränderungen bewirkt haben? Die Untersuchung dieser Frage ist mit eine der wichtigsten Aufgaben einer allgemeinen Anatomie und Physiologie der Gewebe, wie sich im weiteren Verlauf unserer Darstellung klar herausstellen wird. Ihre Beantwortung kann bei der grossen Schwierigkeit des Gegenstandes allerdings nur eine sehr unvollkommene sein, zumal im Rahmen eines Lehrbuches; doch muss sie versucht werden, um einen allgemeineren wissenschaftlichen Standpunkt für die Beurtheilung der Gewebe- und Organbildung zu gewinnen. Als Grundlage für die weitere Verständigung sollen zunächst einige philosophische Erörterungen über das Thema „Ursachen und Wirkungen" vorausgeschickt werden.

Für den Naturforscher ist der wunderbare Process, durch welchen Zellenaggregate in Gewebe und Organe gesondert werden, selbstverständlicher Weise unter dem Einfluss derselben Naturgesetze erfolgt, welchen alle Dinge unterworfen sind. Er vollzieht sich also nach dem allgemein gültigen Causalgesetz, nach welchem jede Veränderung eines Zustandes die Wirkung von vorausgegangenen Ursachen ist und selbst wieder die Ursache neuer Veränderungen wird.

Die Ursachen, welche an einem complicirter beschaffenen mechanischen System zusammengehöriger Theile Veränderungen bewirken, lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, in die causae externae und die causae internae. Zu den ersteren gehören alle Veränderungen der Aussenwelt, welche das System treffen und es in seinen einzelnen Theilen beeinflussen. zur zweiten Gruppe rechnen wir die Veränderungen, die sich im System selbst vollziehen und dadurch Ursachen werden, indem sie weitere Folgen nach sich ziehen. Wenn im System ein Theil sich verändert, zum Beispiel in Folge eines äusseren Anstosses, so wird er wieder die Ursache für Veränderungen in allen übrigen Theilen, welche mit ihm in Beziehung stehen, und diese werden nun ihrerseits wieder Ursachen für neue Wirkungen, durch welche das System in eine fortlaufende Reihe von Bewegungen versetzt wird.

Dieselbe Unterscheidung lässt sich auch an einem sich entwickelnden Zellenaggregat, welches ein organisches System zusammengehöriger Theile darstellt, mit dem gleichen Rechte durchführen. Auf dasselbe wirkt, wie auf jedes andere Naturobject, die gesammte Aussenwelt mit ihren verschiedenartigen Kräften ein und liefert eine fortlaufende Reihe von Ursachen, welche in ihm Veränderungen hervorrufen, die äusseren Ursachen (causae externae) oder die äusseren Factoren des organischen Entwicklungsprocesses.

Zwischen dem sich entwickelnden Zellenaggregat und seiner Umgebung findet ein beständiger Stoff- und Kraftwechsel statt. Licht und Wärme, die verschiedenen mechanischen Kräfte und zahlreiche chemische Affinitäten, welche in den Stoffen der Luft, des Wassers und der Erde wirksam sind, treten hierbei in's Spiel und bilden eine unerschöpfliche Quelle für biologische Untersuchungen.

Neben den äusseren Ursachen unterscheiden wir dann, wie oben, die inneren Ursachen des organischen Entwicklungsprocesses. Denn ebenso wie die Theile in einem mechanischen System stehen die Zellen, welche in ihrer Gemeinschaft das organische Individuum höherer Ordnung ausmachen, in derartigen Beziehungen, dass Veränderungen, die in einem Theil des Aggregates eintreten, solche auch an anderen Theilen nach sich ziehen. Wechselbeziehungen der Organe zu einander werden in der Biologie auch als Correlationen, besonders auf späteren Stadien des Entwicklungsprocesses, bezeichnet.

Wie sich aus unserer kurzen Betrachtung ergibt, ist jede Veränderung eines zusammengesetzten Systems das mehr oder minder complicirte Resultat sehr vieler Ursachen, die zum Theil von aussen einwirken, zum Theil von innen heraus sich im System selber geltend machen; auch liegt es auf der Hand, dass, je grösser die Zahl aller in Betracht kommenden Factoren wird, um so mehr das Ineinandergreifen der zahlreichen Ursachen und Wirkungen, die sich neben- und nacheinander im Process abspielen, sich einer erschöpfenden Analyse und einer klaren Erkenntniss entziehen muss. In höchstem Maasse ist dies bei der Entwicklung pflanzlicher und thierischer Zellenaggregate, sowie überhaupt bei allen Lebensprocessen der Fall, so dass uns bei ihnen der causale Zusammenhang der vor sich gehenden Veränderungen verschleiert wird. Daher hat Schopenhauer

mehrere Formen der Causalität unterschieden, als Ursache in engstem Sinne, als Reiz und als Motiv.

## I. Verschiedene Formen der Causalität.

„Die Ursache in engstem Sinne ist die, nach welcher ausschliesslich die Veränderungen im unorganischen Reich erfolgen, also diejenigen Wirkungen, welche das Thema der Mechanik, der Physik und der Chemie sind. Von ihr allein gilt das dritte Newton'sche Grundgesetz: „Wirkung und Gegenwirkung sind einander gleich"; es besagt, dass der vorhergehende Zustand (die Ursache) eine Veränderung erfährt, die an Grösse der gleich kommt, die er hervorgerufen hat (die Wirkung). Ferner ist nur bei dieser Form der Causalität der Grad der Wirkung dem Grade der Ursache stets genau angemessen, so dass aus dieser jene sich berechnen lässt und umgekehrt."

Daher erscheint uns die Causalität am fasslichsten bei mechanischen Wirkungen. Wenn eine ruhende Kugel durch den Stoss einer rollenden Kugel in Bewegung versetzt wird, so gewinnt die erstere so viel an Bewegung, als die letztere verliert. „Hier sehen wir gleichsam die Ursache in die Wirkung hinüberwandern." „Das dabei doch noch vorhandene Geheimnissvolle beschränkt sich auf die Möglichkeit des Uebergangs der Bewegung — eines Unkörperlichen — aus einem Körper in den andern."

„Die zweite Form der Causalität ist der Reiz, das heisst, diejenige Ursache, welche erstlich selbst keine mit ihrer Einwirkung im Verhältniss stehende Gegenwirkung erleidet, und zweitens zwischen deren Intensität und der Intensität der Wirkung durchaus keine Gleichmässigkeit stattfindet. Folglich kann hier nicht der Grad der Wirkung gemessen und vorher bestimmt werden nach dem Grad der Ursache: vielmehr kann eine kleine Vermehrung des Reizes eine sehr grosse der Wirkung verursachen, oder auch umgekehrt die vorige Wirkung ganz aufheben, ja, eine entgegengesetzte herbeiführen."

„Reize beherrschen das organische Leben als solches, also das der Pflanzen, und den vegetativen, daher bewusstlosen Theil des thierischen Lebens."

Als dritte Form der Causalität nennt Schopenhauer das Motiv: sie leitet das eigentlich animalische Leben, also das Thun, d. h. die äusseren, mit Bewusstsein geschehenden Actionen aller thierischen Wesen. „Das Medium der Motive ist die Erkenntniss: die Empfänglichkeit für sie erfordert folglich einen Intellect." „Sie ist die durch das Erkennen hindurchgehende Causalität."

Während die mechanische Causalität die am leichtesten fassliche ist, weil Ursache und Wirkung sich an einander messen lassen, verliert bei den höheren Formen der Causalität, beim Reiz und beim Motiv, der causale Vorgang an unmittelbarer Fasslichkeit und Verständlichkeit; bei ihnen werden Ursache und Wirkung heterogener. „Nur das Schema von Ursache und Wirkung ist uns geblieben: wir erkennen dieses als Ursache, jenes als Wirkung, aber gar nichts von der Art und Weise der

Causalität. Und nicht nur findet keine qualitative Aehnlichkeit zwischen der Ursache und der Wirkung statt, sondern auch kein quantitatives Verhältniss: mehr und mehr erscheint die Wirkung beträchtlicher als die Ursache; auch wächst die Wirkung des Reizes nicht nach Maassgabe seiner Steigerung, sondern oft ist es umgekehrt."

Bei seinen Erörterungen über die verschiedenen Formen der Causalität hat Schopenhauer, um nicht Missverständnisse aufkommen zu lassen, die Frage aufgeworfen, ob bei der mehr und mehr eintretenden Heterogenität, Incommensurabilität und Unverständlichkeit des Verhältnisses zwischen Ursache und Wirkung etwa auch die durch dasselbe gesetzte Nothwendigkeit abgenommen habe. Und mit Recht antwortet er hierauf:

„Keineswegs, nicht im Mindesten. So nothwendig, wie die rollende Kugel die ruhende in Bewegung setzt, muss auch die Leidener Flasche, bei Berührung mit der andern Hand, sich entladen — muss auch Arsenik jedes Lebende tödten — muss auch das Samenkorn, welches, trocken aufbewahrt, Jahrtausende hindurch keine Veränderung zeigte, sobald es, in den gehörigen Boden gebracht, dem Einfluss der Luft, des Lichtes, der Wärme, der Feuchtigkeit ausgesetzt ist, keimen, wachsen und sich zur Pflanze entwickeln. Die Ursache ist complicirter, die Wirkung heterogener, aber die Nothwendigkeit, mit der sie eintritt, nicht um ein Haar breit geringer."

Da die durch das Wort Reiz bezeichnete Form der Causalität im Unterschied zur mechanischen Causalität die Lebensprocesse im Organismenreich vorzugsweise beherrscht und für dasselbe charakteristisch ist, sei hier noch etwas näher auf sie eingegangen, indem wir die Frage aufwerfen und erörtern, in welcher Weise sich die zwischen Reizursache und Reizwirkung meist zu Tage tretende Disproportionalität erklären lässt.

## II. Erklärung der Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung und verschiedene Arten derselben.

Hier ist vor allen Dingen zu berücksichtigen, dass die Reizursache auf ein sehr complicirtes System von Theilen, auf eine organische und lebende Substanz einwirkt. In dieser ruft sie Reihen von Veränderungen hervor, die sich als innere Ursachen und Wirkungen im System in einer für uns nicht unmittelbar wahrnehmbaren und daher unverständlichen Weise abspielen, um schliesslich in einer Erscheinung, die wir als die Reizwirkung bezeichnen, für uns erkennbar zu werden. Die Ursache geht also hier nicht unmittelbar, wie es bei den einfachsten und daher am leichtesten fasslichen Verhältnissen der mechanischen Causalität, z. B. bei dem Aufeinanderstossen zweier Kugeln, der Fall ist, in das über, was wir als Reizwirkung bezeichnen, sondern erst durch Vermittelung einer mehr oder minder langen Kette von Ursachen und Wirkungen, die sich als Bindeglieder dazwischen schieben; sie sind es, welche der Reizwirkung ihren besonderen Charakter aufprägen. Denn die erste Ursache wird in der organischen Substanz, welcher man wegen ihres eigenthümlichen Verhaltens auch das Prädikat „reizbar" beilegt,

gewissermaassen noch vielfach umgesetzt, ehe sie als Reizwirkung in irgend einer Form für uns wieder zum Vorschein kommt.

Den ganzen Vorgang können wir uns anschaulich machen, wenn wir die reizbare Substanz mit einem irgend wie zusammengesetzten Maschinenwerk vergleichen.

Ein Mühlrad wird durch das auf seine Schaufeln fallende Wasser bewegt, und aus dem Mahlgang einer Mühle fällt fein zerriebenes Mehl heraus. So oft das Wasser abgestellt wird, hört das Mehl zu fliessen auf, kehrt aber wieder, wenn das Wasser auf das Rad fällt. Wir haben hier also offenbar zwei Veränderungen, welche in einem causalen Zusammenhang mit einander stehen. Auch hier sind Ursache und Wirkung, das auf ein Mühlrad herabfallende Wasser und das aus dem Mahlgang austretende, fein zerriebene Mehl, einander sehr heterogen, in ähnlicher Weise wie Reiz und Reizeffect. Es schiebt sich eben auch hier eine ganze Kette von Ursachen und Wirkungen dazwischen, die sich für den Aussenstehenden unverständlich im Innern des ihm nicht zugänglichen Mühlwerks vollziehen: die Uebertragung der Bewegung des Wasserrades vermittelst seiner Achse auf ein System anderer Räder, welche ihre Bewegung dann wieder in die Bewegung der Mahlsteine umsetzen, der Müllerbursche schliesslich, welcher immer neues Korn in den Mahlgang einschüttet.

Die zwischen Reizursache und Wirkung zu Tage tretende Disproportionalität kann sich in der allerverschiedensten Weise äussern.

So besteht eine sehr häufig wahrnehmbare Eigenthümlichkeit darin, dass sehr verschiedene Ursachen bei ihrer Einwirkung auf eine reizbare Substanz gleichwohl häufig nur immer die gleiche oder wenigstens eine ähnliche Reizwirkung zur Folge haben. Ein Sehnerv antwortet stets mit einer Lichtempfindung, mag er von einem auf die Netzhaut einfallenden Lichtstrahl getroffen oder mechanisch durch Druck und Zerrung oder chemisch durch den elektrischen Strom gereizt werden. Ein Muskel reagirt auf verschiedene Reize durch Zusammenziehung.

Auch hier wird ein Vergleich zur Aufklärung des Sachverhaltes noch weiter beitragen. Die reizbaren Substanzen befinden sich in diesem Falle äusseren Eingriffen gegenüber in einer ähnlichen Lage wie complicirter gebaute mechanische Kunstwerke oder wie Maschinen. In einer Uhr kann eine Verlangsamung, eine Beschleunigung oder ein Stillstand des Zeigers durch die verschiedenartigsten Umstände veranlasst werden: dadurch, dass ich mit einer Nadel oder einem anderen passenden Instrument einen Druck gegen ein Rädchen ausübe, oder dadurch, dass ich an das Rädchen Säure bringe, wodurch sich Rost bildet, oder dadurch, dass ich durch locale, in geeigneter Weise hervorgerufene Erhitzung ein Zähnchen am Rade wegschmelze, oder dadurch, dass sich das Oel, welches die Reibung im Räderwerk verringern soll, eingedickt oder ein festes Körnchen sich zwischen zwei Rädchen eingeklemmt hat etc.

Auf mechanische, thermische, chemische Einflüsse reagirt die Uhr in einer für uns sichtbaren Weise unterschiedslos durch Verlangsamung, Beschleunigung oder Stillstand des Zeigers. Es hängt dies eben mit der eigenthümlichen Construction der Uhr zusammen, vermöge deren

die verschiedenartigsten Störungen ihres Mechanismus sich jedes Mal im Gang des Zeigers äussern; die Qualität der die Störung bewirkenden Ursachen aber bleibt für uns bei äusserlicher Betrachtung verborgen. Sie wird erst offenbar, wenn wir in das Innere des Uhrgetriebes hineinblicken und so gleichsam die inneren Ursachen der Störung zu ergründen suchen. Aus der Endwirkung allein lässt sich nicht die Art der Ursache erschliessen.

In einer anderen Form wieder äussert sich die Disproportionalität zwischen Reizursache und Wirkung darin, dass dieselbe Ursache bei verschiedenen reizbaren Substanzen ganz entgegengesetzte Wirkungen hervorruft. So unterscheidet man in der Botanik einen positiven und einen negativen Heliotropismus, eine positive und negative Phototaxis, Chemotaxis etc. Das Licht veranlasst manche Pflanzenorgane, ihm entgegen, andere wieder, von ihm wegzuwachsen. Manche Arten von Algenschwärmern bewegen sich nach der Lichtquelle zu, andere von ihr ab und so weiter.

Auch hier gewinnen wir den Schlüssel zur Erklärung, wenn wir sehen, wie gegen ein und dieselbe Ursache verschieden construirte Maschinen reagiren. Die für die Uhr beschriebenen Eingriffe angewandt auf ein Rädchen einer anderen Zwecken dienenden complicirten Maschine können auch hier wieder eine Störung des Mechanismus bewirken, die sich aber von der Störung im Gange der Uhr ganz verschieden äussert, in einer Spieldose zum Beispiel durch das Ausfallen einiger Töne.

Jede Maschine reagirt also auf den gleichen Eingriff in ihrer besonderen Weise; auch hier lässt sich aus der Endwirkung die Natur des angewandten Eingriffes, die Qualität der Ursache, nicht erkennen. Entscheidend ist die der Maschine eigenthümliche Construction.

In ähnlicher Weise wie verschieden construirte Maschinen verhalten sich demselben Reiz gegenüber die verschiedenen Organe von Pflanzen und Thieren oder, allgemeiner ausgedrückt, reizbare Substanzen von verschiedener Structur. Man bezeichnet in der Physiologie die auf einer besonderen Structur begründete eigenthümliche Wirkungsweise der Organe als *ihre specifische Energie*. Auf sie wird später noch genauer eingegangen werden (Seite 78).

Um unser wichtiges Thema von der Disproportionalität zwischen Reizursache und Wirkung noch erschöpfender zu behandeln, sei jetzt auch darauf hingewiesen, wie in Folge der Causalverkettung innerer Ursachen und Wirkungen in der reizbaren Substanz der Zusammenhang zwischen erster Reiz-Ursache und ihrer End-Wirkung *nach Zeit und Raum* in der verschiedensten Weise modificirt werden kann.

So ruft in manchen Fällen ein stärkerer Reiz von kürzerer Dauer an der reizbaren Substanz Veränderungen hervor, die sich über einen längeren Zeitraum erstrecken und in Wirkungen nach aussen hervortreten. Durch die Structur der reizbaren Substanz ist hier ein Verhältniss geschaffen, welches uns auch wieder durch Vergleich mit mechanischen Constructionen, z. B. einer Uhr, verständlich wird. Das in wenigen Secunden beendete Aufziehen einer Uhr ist die äussere Ursache für ihren Stunden, Tage oder selbst Wochen dauernden Gang; die nach aussen hervortretende Wirkung ist die gleichmässige Bewegung des Zeigers. Mit der Construction der Uhr hängt es zusammen, dass die durch das Aufziehen der Uhr gegebene Ursache sich erst in einem längeren Zeitraum als Wirkung ganz freimachen

kann. Denn in Folge der Construction kann die der Feder ertheilte Spannkraft sich erst dadurch, dass sie das den Zeiger treibende Räderwerk in Bewegung setzt, allmählich erschöpfen. In der Sprache der Physik würden wir sagen, die in der Ursache enthaltene lebendige Kraft ist in der Zeit von Secunden in Spannkraft umgewandelt worden, die gemäss der Construction der Uhr erst in längerer Zeit wieder in lebendige Kraft übergehen kann.

Bei den Reizerscheinungen lässt sich ferner nicht selten beobachten, dass zwischen dem einwirkenden Reiz und dem Auftreten der Wirkung eine längere Pause liegt, die durch die inneren, der Wahrnehmung entzogenen Umsetzungen in Anspruch genommen wird. Hier spricht man dann in der Physiologie von Reiznachwirkungen und bezeichnet damit ein Gebiet, auf welchem gewöhnlich die Causalität für uns am meisten in ein geheimnissvolles Dunkel eingehüllt ist.

Wie zeitlich, so können auch räumlich Reizursache und Wirkung weit auseinander fallen, das heisst, der Reiz trifft nur eine kleine Stelle der reizbaren Substanz, kommt aber an dieser selbst nicht zur sichtbaren Wirkung, sondern an einem unter Umständen weit abgelegenen Ort. So tritt z. B. der auf einen motorischen Nerven an seiner Austrittsstelle aus dem Rückenmark ausgeübte Reiz als Wirkung in der Contraction eines mehr oder minder weit abgelegenen Muskels in die Erscheinung. Hier findet also eine Reizfortpflanzung oder Reizleitung statt, es schiebt sich zwischen Eintrittsstelle des Reizes und den Ort der sichtbar werdenden Wirkung reizbare Substanz, in welcher durch eine Kette innerer Ursachen der Reiz umgesetzt und von dem Ort des Eintritts zum Ort der zu Tage tretenden Reizwirkung fortgepflanzt wird.

Und jetzt noch eine letzte Form der Disproportionalität, die zwischen Reizursache und Reizwirkung häufig stattfinden kann. Eine kleine Reizursache hat eine ihr gar nicht adäquate, vielmals grössere Wirkung zur Folge, was bei fast allen Wirkungen der Fall ist, die durch Reizung von Nerven hervorgerufen werden.

Ein contrahirter Muskel, der ein schweres Gewicht hebt, führt eine Kraftleistung aus, welche unendlich die Kraft übertrifft, die bei der Reizung des Nerven wirkte, welche die Muskelcontraction hervorrief. Und dasselbe ist der Fall, wenn sich plötzlich aus dem Ausführungsgang einer Drüse in Folge Reizung ihres Nerven ein reichlicher Strom von Secret mit seinen chemisch wirksamen Substanzen ergiesst. In beiden Fällen erklärt sich die Disproportionalität zwischen Reiz und Wirkung daraus, dass der erstere nur ein Glied in der Kette von vielen Ursachen ist, welche in der reizbaren Substanz das Zustandekommen des Reizeffectes bewirkt haben, und zwar ist es das letzte Glied in der Kette, das noch zum plötzlichen Eintritt der Wirkung erforderlich war. Wegen dieser besonderen Stellung in dem Ablauf der ganzen causalen Verkettung wird die letzte Ursache auch als die auslösende bezeichnet, im Unterschied zu den übrigen Ursachen, welche das Ereigniss oft von langer Hand her vorbereiten.

Bei der Muskelfaser sind die vorbereitenden Ursachen die durch den Blutstrom unterhaltenen Ernährungsprocesse, durch welche die bei vorausgegangenen Contractionen verbrauchten Stofftheile wieder

ersetzt werden; bei der Drüse wird die Secretion vorbereitet durch Aufnahme von Stoffen, welche in den Drüsenzellen zu specifischem Secret verarbeitet und für spätere Verwendung aufgespeichert werden.

Für den Muskel und für die Drüse spielt der dem Nerven mitgetheilte Reiz eine gleiche Rolle wie die Oeffnung des Ventils bei einer geheizten Locomotive. Ihre besondere Art zu wirken ist durch ihre Construction bestimmt; die zur Ausführung von Leistungen erforderliche Kraft ist auch vorhanden, wenn durch Einfuhr und Entzündung von Heizmaterial das in den Kessel gefüllte Wasser zum Kochen erhitzt und zum Theil in Dampf mit hoher Spannung verwandelt worden ist. Obwohl so Alles für die Bewegung der Locomotive vorbereitet ist, tritt sie dennoch nicht ein, solange das Ventil, das den Dampf aus dem Kessel zu dem Räderwerk leitet, geschlossen bleibt. Ein schwacher Druck auf das Ventil wird erst die letzte oder die auslösende Ursache, um eine grosse, in der Einrichtung der Locomotive schon vorbereitete Wirkung zu entfalten.

## III. Die Bedeutung der vielen Ursachen.

In der vorausgegangenen Darstellung wurde gewöhnlich von mehreren Ursachen gesprochen, die für das Zustandekommen einer Veränderung nothwendig sind. Indem ich dies zum Schluss noch einmal besonders hervorhebe, will ich dadurch einer missbräuchlichen Auffassung entgegentreten, die man häufig mit dem Begriff der Ursache verbindet. So ist man häufig bestrebt, eine Veränderung als nur durch eine einzige Ursache veranlasst darzustellen. Besonders häufig wird dieser Irrthum in der Biologie und zumal in der Entwicklungslehre begangen.

Weil die Organismen wegen ihres zusammengesetzten Baues die Hauptfactoren enthalten, von deren Aufeinanderwirken das Eigenthümliche einer an ihnen eintretenden Veränderung abhängt, pflegt man gern zu übersehen, dass bei jeder Veränderung auch noch andere, von aussen kommende Ursachen mitwirken, oder man liebt es, wenn man sie nicht übersieht, sie als etwas Nebensächliches hinzustellen. Man bezeichnet die inneren Factoren als die „eigentlichen Ursachen", als ob es eine uneigentliche Ursache überhaupt geben könne, die äusseren Ursachen dagegen als Bedingungen oder Reize und glaubt sich dadurch mit ihnen abgefunden zu haben. Man übersieht hierbei, dass doch die Bedingungen, sowie sie eintreten, somit auf den Organismus einwirken, selbst ursächlich werden, daher „äussere Ursachen" sind, und dass der Begriff Reiz nur ein besonderer Name für eine besondere Form der Causalität ist.

Von den eine Veränderung bewirkenden Ursachen sind im Grunde genommen alle gleich nothwendig; denn beim Versagen einer Ursache kann entweder die Veränderung, auch wenn sonst Alles für sie vorbereitet ist, nicht eintreten, wie die Explosion von Pulver, wenn der zündende Funken ausbleibt, oder sie erfolgt in anderer Weise, als es bei Mitwirkung der ausgebliebenen Ursache geschehen sein würde. Damit eine Locomotive sich fortbewegt, ist ebenso nothwendig wie ihre zweckentsprechende Construction die Beschaffung und Verbrennung von Heizmaterial, die Füllung des Kessels mit Wasser, die Oeffnung des Ventils zur Ueberleitung des Dampfes auf das Räderwerk etc.

Ebenso wahr wie treffend bemerkt Lotze: „Zu jeder Wirkung ist eine Mehrheit von Ursachen nöthig.“ „Nach dem bestimmtesten Sprachgebrauch ist Ursache nie etwas Anderes als ein wirkliches Ding, dessen Eigenschaften, wenn sie mit den Eigenschaften eines anderen ebenso wirklich vorhandenen Dinges in eine bestimmte Beziehung treten, mit diesen zusammen genommen den vollständigen Grund darstellen, aus dem eine Folge hervorgeht, die hier, wegen der Wirklichkeit der Prämissen, ebenfalls ein wirkliches Ereigniss, eine Ursache ist.“

„Niemals kann es eine einzige Ursache einer Wirkung geben; denn wo beide Prämissen in einem Dinge vereinigt wären, könnte es kein Hinderniss mehr geben, um dessenwillen die Folge zu entstehen zögerte, und so würde unverweilt Alles zu einer ruhenden Eigenschaft zusammensinken.“

Es ist daher ebenso irreleitend als falsch, wenn man von der Entwicklung des Eies als von einer Selbstdifferenzirung redet, wie es nicht selten geschieht, als ob das Ei alle Ursachen zu seiner Entwicklung in sich vereinigte. Ein Ei, welches Alles enthielte, was für den ausgebildeten Organismus erforderlich ist, wäre dieser Organismus schon selbst, wie es die alte Evolutionstheorie ja auch thatsächlich lehrte.

Allerdings ist nichts leichter, als durch dialektische Kunstgriffe, deren man sich bei der Darstellung causaler Verhältnisse bedienen kann, Jemanden zu veranlassen, aus einem Ursachencomplex nur eine als Ursache für eine eingetretene Veränderung anzugeben, wie es im gewöhnlichen Leben so häufig geschieht.

Ich habe dies Verhältniss schon einmal bei anderer Gelegenheit durch ein Beispiel anschaulich gemacht, dessen ich mich auch hier wieder bediene:

Wir lassen 4 befruchtete Eier von Rana fusca sich gleichzeitig bei 4 verschiedenen Temperaturen entwickeln, das eine bei — 1 Grad C., das zweite bei + 5 Grad, das dritte bei + 15 Grad und das vierte bei + 25 Grad. Vergleichen wir am dritten Tage die vier Eier, so ist das erste noch ungetheilt, das zweite hat sich wahrscheinlich bis zur Keimblase entwickelt, das dritte zeigt schon die Medullarwülste deutlich hervortretend, das vierte ist schon ein Embryo, an welchem die Axenorgane, Medullarrohr, Chorda, Ursegmente gebildet sind, und das Kopfende sich vom Rumpftheil absetzt. Somit sind aus den 4 befruchteten und gleichzeitig während dreier Tage in Entwicklung begriffenen Eiern 4 ganz verschiedene Entwicklungsproducte hervorgegangen, die allerdings für den Kenner der Froschentwicklung zu einander in einem Abhängigkeitsverhältniss stehen als Stufen eines Entwicklungsprocesses, die der Reihe nach durchlaufen werden müssen und nur bei unserem Experiment in Folge der ungleichen Erwärmung mit ungleicher Geschwindigkeit von den einzelnen Eiern durchlaufen worden sind.

Worin ist nun „die eigentliche Ursache“ (causa efficiens) dafür zu suchen, dass aus den vier Froscheiern in jedem einzelnen Fall etwas Anderes geworden ist? Wie ich die Sache dargestellt habe, wird Niemand um die Antwort verlegen sein, und die Antwort wird ohne Zaudern lauten, dass die ungleiche Wärmezufuhr die causa efficiens ist, welche für die ungleiche Entwicklung der vier Froscheier verantwortlich zu machen ist und sie erklärt.

Als zweites Beispiel nehmen wir 2 befruchtete Froscheier und 2 frisch abgelegte Hühnereier und setzen von jeder Art eines einer Temperatur von 15° C. und je eines einer Temperatur von 38° C. aus. Wenn wir jetzt nach 3 Tagen zusehen, so hat bei der ersten Versuchsbedingung das Froschei sich bis zu dem Hervortreten der Medullarwülste entwickelt, das Hühnerei ist unverändert geblieben, im zweiten Fall dagegen hat sich das Hühnerei schon zu einem kleinen Embryo mit pulsirendem Herz umgewandelt, während das Froschei zwar in Zellen zerlegt, aber abgestorben ist und Zerfallserscheinungen zeigt. Suchen wir auch bei diesem Experiment die Ursache dafür zu ergründen, dass die unter denselben Bedingungen befindlichen Eier sich so ungleich entwickelt haben, dass das Froschei einen Embryo liefert, wo das Hühnerei unentwickelt bleibt und umgekehrt, so wird auch jetzt Niemand mit der Erklärung zaudern: die „eigentliche Ursache" ist in der verschiedenen Organisation oder Anlage der beiden Eier zu suchen.

Aus den für die zwei Beispiele gegebenen verschiedenartigen Erklärungen lässt sich leicht ein Widerspruch, wenigstens dem Anschein nach, herausconstruiren. Man könnte uns vorhalten, dass wir dafür, dass das befruchtete, in einer Temperatur von 15° C. befindliche Froschei sich in 3 Tagen zu einem Embryo mit Medullarwülsten entwickelt hat, einmal die Erwärmung auf 15° C., das andere Mal dagegen die Organisation der Eizelle als die „causa efficiens" angegeben haben, das eine Mal also einen äusseren, das andere Mal einen innern Grund; man könnte uns weiterhin fragen, welche von den beiden Ursachen nun die „wirkliche Ursache" sei.

Auf diese Weise können sich zwei Disputanten, je nach der Art und Weise, wie sie den Vergleich einrichten und die Frage formuliren, bald den äusseren, bald den innern Grund als den eigentlichen Grund des Geschehens entgegenhalten, hier die Wärme, dort die Organisation der Eizellen.

Der hierin liegende Widerspruch ist eben nur ein scheinbarer und leicht zu lösender. Da jeder Entwicklungsprocess seinem Wesen nach, wie oben schon angeführt wurde, auf inneren und äusseren Ursachen beruht, so hat jede Veränderung, die an einer Anlage eintritt, stets in beiden ihren Grund und ist aus beiden zu erklären. Bei einer allgemeinen und erschöpfenden Untersuchung eines Entwicklungsprocesses ist es daher ebenso falsch, wenn ich die Ursache in das Ei, als wenn ich sie ausserhalb desselben verlegen wollte, da der ganze oder volle Grund stets in beiden ruht.

Anders liegt die Sache, wenn ich im concreten, der Beurtheilung vorliegenden Fall den einen oder andern Grund als eine für die Urtheilsbildung nicht erforderliche Grösse bei Seite setzen kann. Die inneren Ursachen kommen nicht in Betracht, wenn ich den Grund für die Verschiedenheiten der bei ungleichen Temperaturen ungleich entwickelten Froscheier wissen will; denn ich mache hier mit Recht die auf anderen Erfahrungen beruhende Voraussetzung, dass die zum Versuch benutzten Froscheier ein gleichartiges Material mit durchaus gleichen Anfangs-Eigenschaften ausmachen, und dass sie sich daher bei gleicher Temperatur auch gleich entwickelt haben würden. Folglich können die später zur Erscheinung kommenden Verschiedenheiten nur durch die ungleiche Erwärmung in die Eier hineingetragen sein.

Und umgekehrt kann ich in dem Experiment, in welchem Frosch- und Hühnereier bei gleicher Temperatur gezüchtet wurden, bei den sich zeigenden Verschiedenheiten den äusseren Grund unberücksichtigt lassen, weil die Versuchsbedingungen genau die gleichen sind: der Erklärungsgrund ist dann allein im Ei zu suchen.

## IV. Unterschiede zwischen Maschinenwesen und Organismus, zwischen Mechanischem und Organischem.

Bei unserer Erklärung der Reizwirkungen haben wir zur Veranschaulichung häufig auf die Vorgänge verwiesen, wie sie in complicirter gebauten Maschinen und mechanischen Kunstwerken (in einer Dampfmaschine, einem Mühlwerk, einer Uhr oder Spieldose) ablaufen. Da liegt es ziemlich nahe, sich die Frage vorzulegen, aus welchem Grunde man nicht auch bei der Maschine von Reiz, Reizwirkung und Reizbarkeit spricht.

In der That denkt man so wenig an eine derartige Gebrauchsweise der genannten Worte, sowohl im gewöhnlichen Leben, als in der Wissenschaft, dass man, wo es geschähe, es sehr auffällig empfinden würde. Schopenhauer nennt ja geradezu den Reiz als die das organische Leben beherrschende Form der Causalität, und auch Sachs definirt in diesem Sinne ganz mit Recht das Wort Reizbarkeit „als die nur den lebenden Organismen eigenthümliche Art, auf Einwirkungen, welche dieselben treffen, zu reagiren".

Es muss dies doch wohl darin seinen Grund haben, dass zwischen der Construction einer Maschine und den durch sie ermöglichten Wirkungsweisen einerseits und der Organisation der lebenden Substanz und den durch sie ermöglichten Processen andererseits noch ein wesentlicher Unterschied besteht. Denselben hier in das rechte Licht zu setzen, scheint uns um so nothwendiger, als in unseren Tagen ja mehrfach das Bestreben zu Tage tritt, den Organismus als ein Maschinenwesen zu verstehen und das Organische als ein Mechanisches aus den einfachen Grundprincipien der Mechanik zu erklären.

Es soll aber jeder Anschein vermieden werden, als ob durch unsere Vergleiche mit Maschinen einer derartigen Auffassung gehuldigt würde, und soll im Gegentheil, wenn auch nur kurz und im Allgemeinen, gezeigt werden, dass sehr wesentliche Unterschiede zwischen einem Organismus und einem Maschinenwesen bestehen.

Eine Maschine kann nur eine oder höchstens wenige bestimmte Verrichtungen in einer unabänderlich in ihrer bestimmten Construction festgelegten Weise ausführen. Ihre einzelnen Constructionstheile können sich nicht selbstthätig auswechseln, neue Combinationen eingehen und sich für verschiedene Verrichtungen, wechselnden Verhältnissen entsprechend, einstellen. Die Maschine kann daher nicht auf beliebige äussere Eingriffe in einer zweckentsprechenden, vielseitigen Weise reagiren. Der Organismus dagegen ist Kraft seines Baues hierzu im Stande; wie denn schon die einfache Zelle als das Urbild eines Organismus gegen Wärme und Licht, sowie gegen alle Arten mechanischer und chemischer Einflüsse irritabel ist und durch sie zu den mannigfachsten Lebensäusserungen veranlasst wird. In der Maschine entwickelt

sich ein in ganz bestimmter Richtung gebundenes, im Organismus ein ausserordentlich freies, vielseitiges Spiel der Kräfte.

Der Unterschied lässt sich durch einen Vergleich anschaulicher machen.

Maschinenwesen und Organismus verhalten sich wie eine für viele Melodieen eingerichtete Spieldose und der lebendige, menschliche Kehlkopf mit dem zugehörigen Lungengebläse nebst Nerven- und Muskelapparat. Beide können viele Lieder hervorbringen, aber in wie grundverschiedener Weise! Bei der Spieldose ist je nach ihrer Construction für jede Melodie entweder eine besondere, mit Stiften versehene Walze oder eine Scheibe mit Einschnitten erforderlich. Bei jeder Melodie muss jedes Mal besonders eine Walze oder Scheibe eingestellt werden. In dem Kehlkopf dagegen ist für keine Melodie eine feste Einrichtung vorgebildet, er erzeugt die Töne willkürlich durch verschiedenartige, unter der Herrschaft von Willensimpulsen erfolgende Erschlaffung und Anspannung der Stimmbänder, wobei durch die Stimmritze in ebenfalls vielfach variirter Weise die Luft bald stärker, bald schwächer hindurchgepresst wird. Beherrscht vom Nervenapparat, vermag er die Töne in jeder beliebigen Combination zu Melodieen zu verbinden, was die Spieldose nicht kann, da in ihr die den Ton erzeugenden Stiftchen für jedes Lied immer in einer festen Anordnung gegeben sind. Er kann den Ton bald leise, bald stark singen, er kann Tempo und Rhythmus ändern und überhaupt Effecte durch die verschiedenartigsten Kunstmittel erzielen, durch welche in eine Melodie, wie man sich ausdrückt, erst Seele hineingelegt wird. Die Spieldose verfügt nicht frei über die Mittel zur Hervorbringung, Combinirung, Modulirung der Töne, über Rhythmus, Stärke und Ausdruck der Melodie, wie es einzig und allein nur der Organismus vermag.

Hierzu kommt ein zweiter Unterschied. Wenn durch einen Reiz der Organismus eine Veränderung erfahren, eine Drüse zum Beispiel das in ihr zur Abscheidung vorbereitete Secret abgesondert hat, oder der Muskel durch längere Thätigkeit in seiner Structur alterirt und ermüdet ist, so trägt er in sich das Vermögen, nach einiger Zeit der Ruhe wieder in seinen ursprünglichen Zustand zurückzukehren, so dass nun derselbe äussere Reiz wieder eine zu gleicher Veränderung fähige Substanz vorfindet.

Die Drüse speichert wieder Secret in sich auf, der vom Blut durchströmte Muskel erholt sich wieder von seiner Ermüdung und ist so im Stande, wieder genau dieselben Leistungen wie früher hervorzubringen.

Eine Maschine dagegen besitzt nicht in ihrer Construction die Mittel, schadhaft gewordene Constructionstheile auszuschalten und gegen neue einzuwechseln, sie, wenn es nöthig ist, mit Oel zu schmieren, Staub und andere Schädlichkeiten zu entfernen, die als Betriebskraft verwendbaren chemischen Stoffe nach Erforderniss von aussen selbstthätig zu beziehen und an die geeigneten Verbrauchsstellen zu befördern. Die Maschine braucht daher einen Menschen als Betriebsleiter, der sie mit Allem, was sie sich nicht beschaffen kann, versorgt.

Wenn schon in allen diesen Beziehungen ein ungeheurer Gegensatz im Wesen der Maschine und des Organismus besteht, so wird er doch noch erheblich vergrössert durch einen dritten Unterschied,

der im Vermögen des Zellenorganismus gegeben ist, sich in zwei oder mehr Tochterorganismen durch Fortpflanzung zu vermehren. Zunächst wenigstens ist es nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen eine ungeheuerliche Vorstellung, sich eine Maschine vorzustellen, die durch Vervielfältigung ihrer Maschinentheile im Stande sein könnte, sich in zwei Maschinen zu theilen.

Aus allen diesen Gründen bezeichnet man mit richtigem Tact auch die vollkommenste und in Thätigkeit gesetzte Maschine doch nie als ein lebendiges Wesen, sondern reservirt die Eigenschaft des Lebens nur dem Organismus; und deswegen spricht man auch nur beim Organismus von Reizbarkeit, von Reizursachen und Reizwirkungen. Deswegen ist es aber auch ein ganz verfehltes Bestreben, sich einzubilden, nach den Principien der Mechanik einen Organismus begreifen zu können.

In einer Maschine lassen sich in der That die auf ihrer Construction beruhenden Wirkungen aus den im Zusammenhang erfolgenden Bewegungen von Walzen, Rädern, Hebeln und anderen Constructionstheilen nach einfach mechanischen Principien erklären. Im Organismus dagegen beruhen seine Wirkungen vorzugsweise auf den chemischen Processen seiner ausserordentlich zahlreichen und verschiedenartigen chemischen Bestandtheile, gehören also einem Gebiet an, das zur Zeit noch weit entfernt ist, einen Bestandtheil der Mechanik auszumachen. Während in der Maschine die Wirkungen durch die Construction der fest verbundenen Theile, die sich nicht gegen einander selbständig auswechseln können, unabänderlich festgelegt sind, können in einem Organismus, weil in ihm chemische Kräfte die Herrschaft führen, die Structurtheile seines Baues sich verändern in mannigfacher Weise, es können sich unter den zahlreichen organischen Stoffen einzelne durch wechselnde Wahlverwandtschaften ohne Zerstörung des Organismus umsetzen. So kann sich auf der principiell verschiedenen Grundlage das freiere Spiel der Kräfte entfalten, welches allem Maschinenwesen durchaus fremd ist.

„Nur das Leben besitzt eine systematisirte Verwendung chemischer Processe und unterscheidet sich dadurch auch nach anderer Seite hin von allen bisherigen Hervorbringungen unserer menschlichen Technik.“ (Lotze.)

## Literatur zu Capitel V.


1) **H. Driesch.** *Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Centralbl. Bd. XVI. 1896.*
2) **Curt Herbst.** *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. Bd. XIV u. XV. 1894—95.*
3) **Oscar Hertwig.** *Mechanik und Biologie. Zweites Heft der Zeit- und Streitfragen der Biologie. 1897. (Der Begriff der Causalität pag. 39.)*
4) **Hermann Lotze.** *Leben, Lebenskraft. Wagner's Handwörterbuch d. Physiol. Bd. I. 1842.*
5) *Derselbe. Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens. Leipzig 1851.*
6) **Julius Sachs.** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 34. Vorlesung. Leipzig 1882.*
7) **Schopenhauer.** *Die Welt als Wille und Vorstellung. Sämmtliche Werke. Bd. I. II. III. Herausgeg. von Frauenstädt. Leipzig 1881.*

## SECHSTES CAPITEL.

## Ueber die Ursachen, durch welche Zellenaggregate in Gewebe und Organe gesondert werden.

Nach den im fünften Capitel angestellten Betrachtungen gehen wir auf die Frage, welche uns zu ihnen geführt hat, selbst näher ein: Welches sind die Ursachen, die in einem Aggregat gleichartiger, aus einem Ei entstandener Zellen ihre sich stufenweise vollziehende Umwandlung in Organe und Gewebe bewirken?

Die Frage nach dem Wesen des Entwicklungsprocesses, welche schon vor Jahrhunderten die Naturforscher in zwei sich befehdende Lager, in die Anhänger der Präformation und der Epigenese, gespalten hat, ist auch in unseren Tagen wieder Gegenstand vielfacher und lebhafter Erörterungen geworden und hat zu ähnlichen, allerdings durch die Fortschritte der Wissenschaft modificirten Gegensätzen geführt. Auch jetzt sind wieder gegensätzliche Theorieen aufgestellt worden, solche, die sich mehr in der Gedankenrichtung der älteren Evolutionstheorie bewegen und daher auch als Neoevolutionismus bezeichnet werden können, und solche, welche epigenetische Grundprincipien enthalten und in einer der Neuzeit angepassten Form durchzuführen suchen. Als Vertreter der ersteren Richtung sind insbesondere Weismann und Roux zu nennen. Theorieen der letzteren Art dagegen sind von Spencer, von Nägeli, von mir, von Driesch u. A. entwickelt worden.

Worin die Unterschiede zwischen beiden Richtungen bestehen, wird sich aus der folgenden Darstellung der Keimplasmatheorie von Weismann einerseits, der Theorie der Biogenesis andererseits ergeben.

### I. Die Keimplasmatheorie von Weismann.

Am consequentesten und bis ins Detail ist der Neoevolutionismus in der Keimplasmatheorie von Weismann durchgearbeitet worden.

Mit mir, Strasburger u. A. nimmt Weismann an, dass im Ei, und zwar in seinem Zellenkern, eine besondere Substanz unterschieden werden muss, welche der Träger der erblichen Eigenschaften jeder Organismenart ist und bald Erbmasse, bald Idioplasma, bald Keimplasma benannt wird. (Vergl. hierüber: Die Zelle, pag. 267.)

Nach Weismann ist das Keimplasma des Eies aus ausserordentlich vielen, verschiedenen Stofftheilchen zusammengesetzt, welche unter einander zu einer complicirten Architektur verbunden sind. Alle Zellen oder Zellengruppen, welche selbständig vom Keim aus veränderlich sind, also alle einzelnen Gewebs- und Organzellen des ausgebildeten Organismus, sind im Keimplasma durch kleine, besondere Einheiten, die Determinanten, vertreten, deren Zahl sich auf viele Hunderttausende belaufen kann. Sie sind die Träger der Zelleneigenschaften. Da diese in einer Zelle verschiedenartige sein können, so bauen sich die Determinanten jeder einzelnen Zelle selbst wieder aus noch kleineren Einheiten, den Biophoren, auf, durch welche je eine einzelne Eigenschaft der Zelle repräsentirt wird.

Aus der Annahme, dass durch je eine Determinante je eine im Körper räumlich genau bestimmte, selbständig vom Keim aus veränderliche Zelle oder Zellengruppe im Keimplasma vertreten sein muss, zieht Weismann die weitere Folgerung, dass die Determinanten auch im Keimplasma fest localisirt und in sehr complicirter Weise zu einem Verbande vereint sein müssen. Er nennt die so entstehende, gewissermaassen eine besondere Architektur aufweisende höhere Einheit ein Id. Es ist der Inbegriff aller zum Aufbau eines Individuums der Art nöthigen Determinanten. Es würde genügen, wenn die Erbmasse nur ein einziges enthielte; indessen nimmt Weismann aus verschiedenen Gründen, auf welche einzugehen uns hier zu weit führen würde, im Keimplasma eine Vielheit von Iden an, welche, von näheren oder entfernteren Vorfahren abstammend, als Erbstücke die Eigenthümlichkeiten des Baues derselben überliefern und eventuell bei einer Gelegenheit zur Wirksamkeit kommen (Erklärung des Atavismus). Allen einzelnen, niederen und höheren Einheiten des Keimplasmas der Eizelle kommt, wie diesem selbst, die Eigenschaft zu, durch Stoffaufnahme zu wachsen und sich durch Theilung zu vermehren.

Biophoren, Determinanten, Iden, Architektur des Keimplasmas sind Annahmen, gemacht zu dem Zwecke, um mit ihnen die Frage, welche das Thema unseres sechsten und der folgenden Capitel bildet, nämlich die Frage nach den Ursachen der verschiedenartigen Differenzirung der Zellen, zu beantworten. Hiermit kommen wir zu dem uns besonders interessirenden Cardinalpunkt der Weismann'schen Hypothesen.

Die Beantwortung gibt Weismann in der Weise, dass er die Determinanten, die er im Keimplasma des Eies zu einem kunstvollen Werk durch seine Annahmen zusammengefügt hat, in Folge des Entwicklungsprocesses durch einen im Ei ebenfalls vorausbestimmten und geregelten, aber seiner Natur nach unbekannten und räthselhaften Mechanismus allmählich wieder auseinander gelegt und auf die einzelnen Zellen, die durch sie in ihrem Charakter bestimmt werden sollen, auf die Determinaten, vertheilt werden lässt. Die Entwicklung gestaltet sich auf diese Weise zu einem Process der Selbstdifferenzirung des Eies.

Das Keimplasma-Id spaltet sich, wenn der Entwicklungsprocess beginnt, bei jeder oder doch sehr vielen „Zell- und Kerntheilungen in immer kleinere Gruppen von Determinanten, so dass an Stelle einer Million verschiedener Determinanten, die etwa das Keimplasma-Id

zusammensetzen möge, auf der folgenden ontogenetischen Stufe jede Tochterzelle deren nur noch eine halbe Million, jede der darauf folgenden Stufen nur eine viertel Million u. s. w. enthält. Zuletzt bleibt in jeder Zelle nur noch eine Art von Determinanten übrig, welche die betreffende Zelle oder Zellengruppe zu bestimmen hat". Auf jeder einzelnen Stufe der Entwicklung hat in jeder Zelle „jedes

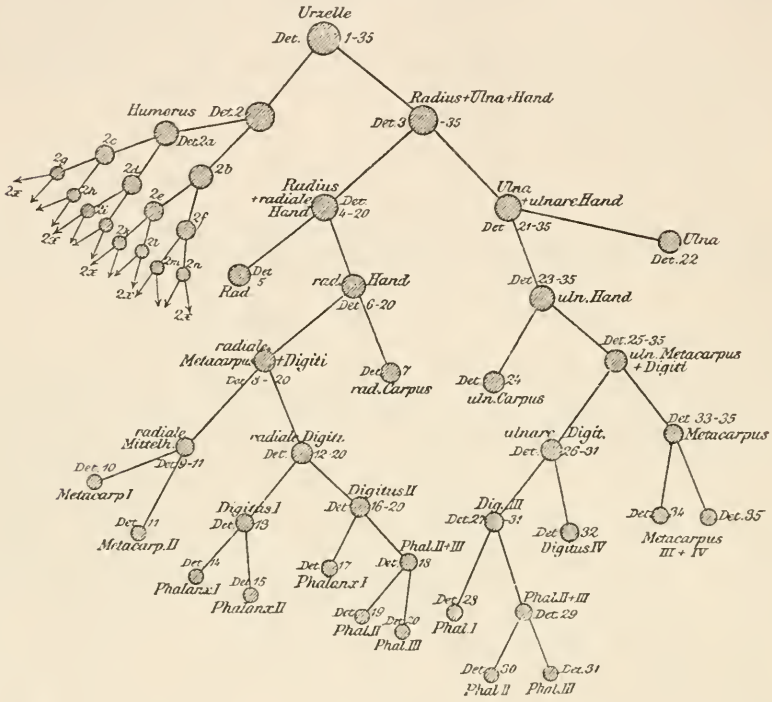



**Fig. 27. Schema der Zerlegung des Idioplasmas einer Urknochenzelle der vorderen Extremität.** Nach Weismann.

Die Kreise in Fig. 27 bedeuten je eine Stammzelle des betreffenden Knochenstückes, von denen jede der Einfachheit halber als durch eine Determinante bestimmt gedacht wird. Also die Urzelle der ganzen Knochenachse würde durch die Determinante *1* bestimmt, enthielte aber daneben noch in ihren Iden die Determinanten *2—35*. Bei der ersten Zelltheilung trennen sich diese in die Stammzellen des Oberarms (Humerus) und des Vorderarms sammt Hand. Erstere enthält die Determinanten *2*, und von ihr ist hier die weitere Theilung in Zellen angedeutet mit den Determinanten *2a* bis *2x*. Letztere enthält die übrigen Determinanten *3—35*, die sich nun bei jeder weiteren Zelltheilung in immer kleinere Gruppen spalten, bis zuletzt jede Zelle nur noch je eine Determinante enthält. Das Schema gibt nur ungefähr die Knochenstücke der vorderen Extremität wieder. Die einzelnen Handwurzelknochen sind weggelassen.

Id seine fest ererbte Architektur, einen verwickelten, aber völlig fest bestimmten und gesetzmässigen Bau, der, vom Id des Keimplasmas ausgehend, sich in gesetzmässiger Veränderung auf die folgenden Id-Stufen überträgt. In der Architektur des Keimplasma-Ids sind alle Structuren der folgenden Idstufen potentia enthalten, in ihr liegt der Grund der regelrechten Vertheilung der Determinanten, d. h. der Grund für den gesammten Aufbau des Körpers von seiner Grundform an zu der Anlage und zu den Beziehungen der Theile; in ihr liegt

der Grund, warum z. B. die Determinante für einen kleinen Fleck auf dem Flügel eines Schmetterlings genau an die richtige Stelle gelangt und an keine andere".

Zur Veranschaulichung seines Gedankenganges hat Weismann das beifolgende Schema, Fig. 27, über die Entwicklung des Skeletts der vorderen Extremität entworfen. Zum Verständniss desselben wird auf die beigefügte ausführliche Figurenerklärung verwiesen.

Als das Mittel, dessen sich die Natur zu dem wunderbar verwickelten Zerlegungsprocess des Keimplasmas bedient, bezeichnet Weismann die Zell- und Kerntheilung. Er unterscheidet nämlich nach einer nicht näher begründeten Annahme, welche aber doch schliesslich der wichtigste Grundstein seines Systems ist, 2 Arten von Kerntheilung, die sich zwar nach ihrem äusserlichen Verlauf durch Beobachtung nicht unterscheiden lassen, die aber nach ihrer Wirkung grundverschieden ausfallen. Die eine Art wird als erbgleiche oder integrelle Theilung, die andere als erbungleiche oder differentielle bezeichnet.

Die erbgleiche Theilung beruht auf einer Verdoppelung der Determinanten durch Wachsthum und auf ihrer ganz gleichmässigen Vertheilung auf die Idhälften und weiterhin auf die Tochterchromosomen; sie tritt bei Embryonalzellen und später bei Gewebezellen ein, welche Tochterzellen genau der gleichen Art hervorbringen.

Die erbungleiche Theilung dagegen wird durch ungleiche Gruppirung der Determinanten während ihres Wachsthums eingeleitet; in Folge dessen spalten sich die Iden derartig, dass hierbei die in ihnen eingeschlossenen Determinanten in ganz verschiedenen Combinationen auf die Tochter-Iden übertragen werden. Diese Art der Halbirung des Keimplasmas spielt bei der Umwandlung des Eies in den fertigen Organismus die Hauptrolle. Nur durch ihre richtige Functionirung ist es möglich, dass die im Keimplasma eingeschlossenen zahllosen Determinanten oder Bestimmungsstücke so entwickelt werden, dass sie, zur rechten Zeit an den richtigen Ort gebracht, in die Vererbungsstücke (Determinaten) des fertigen Körpers übergehen können.

### 1. Einwände gegen die Unterscheidung erbgleicher und erbungleicher Theilung.

Bei Beurtheilung der nur kurz und der Hauptsache nach referirten Hypothesen von Weismann will ich auf die vielen Schwierigkeiten, die sich im Einzelnen darbieten, nicht näher eingehen, sondern mich nur auf einige Hauptpunkte beschränken, von denen mir alles Uebrige abzuhängen scheint. Einen solchen betrifft die Frage, ob überhaupt nach unseren Kenntnissen vom Zellenleben „der Process der Auseinanderlegung des Keimplasmas", welchen Weismann selbst einen „wunderbar verwickelten" nennt, vermittelst der Kern- und Zelltheilung möglich ist. Ich glaube es in Abrede stellen zu müssen und die Unmöglichkeit durch Argumente beweisen zu können, welche zugleich eine der hauptsächlichsten Grundlagen meiner eigenen Theorie abgeben.

Wozu dient überhaupt im Leben der Zelle ihre Theilung, bei welcher die Kernsegmentirung die führende Rolle spielt? Doch zu

ihrer Vermehrung, zu ihrer Fortpflanzung, und diese ist das Mittel, dessen sich die Natur zur Erhaltung eines Organismus als Art bedient. Der als einzelnes Individuum vergängliche Organismus wird in seinen Eigenschaften auf dem Wege der Erzeugung vervielfältigt und als Art erhalten. Art oder Species ist in der Biologie der Sammelbegriff für die neben- und nacheinander bestehenden Individuen gleicher Abstammung.

Von Pflanzen und Thieren wissen wir auf Grund unzähliger Erfahrungen, dass jedes Individuum einer Art nur das Vermögen besitzt, wieder neue Individuen derselben Art hervorzubringen. Die Theorie der heterogenen Zeugung, wo sie aufgestellt wurde, ist als ein grober Irrthum bald beseitigt worden. So gilt denn als ein allgemeiner Grundsatz in der Biologie der Ausspruch „Gleiches erzeugt nur Gleiches" oder besser „Art erzeugt stets seine Art". Bei allen einzelligen Lebewesen ist erbgleiche Theilung ihres Zellenorganismus die einzige, die vorkommt und vorkommen kann. Auf ihr beruht die Constanz der Art. Wenn es möglich wäre, dass bei irgend einem einzelligen Organismus die Erbmasse (Idioplasma) durch Theilung in zwei ungleiche Componenten zerlegt und auf die Tochterzellen ungleich übertragen werden könnte, dann hätten wir den Fall einer heterogenen Zeugung, den Fall einer Entstehung zweier neuer Arten aus einer Art. Wie indessen alle Beobachtungen lehren, werden auch bei den Einzelligen durch die Theilung die Arteigenschaften so streng und bis ins Kleinste überliefert, dass einzellige Pilze, Algen, Infusorien auch noch im millionsten Glied ihren weitentfernten Vorfahren genau gleichen. Der Theilungsprocess als solcher erscheint daher auch bei den einzelligen Organismen nie und nirgends als Mittel, um neue Arten in's Leben zu rufen.

Aus den angeführten Gründen scheint es mir nicht statthaft zu sein, dass die Zellentheilung bei der Entwicklung des Eies als Mittel für ganz entgegengesetzte Zwecke, als ein Mittel, durch welches einmal Gleichartiges, das andere Mal Ungleichartiges entstehen soll, gebraucht wird; auch hier kann jede Zelltheilung ihrer Natur nach einzig und allein eine „erbgleiche" sein; deshalb müssen alle aus dem Ei durch Fortpflanzung entstehenden Zellen Träger der vollen Erbmasse und der Art nach gleich sein.

Man wird mir hier einwerfen, dass doch der ausgebildete Organismus eine Vereinigung sehr verschiedener Arten von Gewebezellen sei, von Epithel-, Knochen-, Muskel-, Nervenzellen etc. Man muss hierbei, wenn eine Verständigung möglich sein soll, sich klar werden, in welchem Sinne man in dem obigen Einwurf den Begriff „Art oder Species" gebrauchen will, ob bloss in formaler Hinsicht als Unterscheidungs- und Eintheilungsbegriff oder in der biologischen Bedeutung der organischen Species.

### 2. Bemerkungen zum histologischen System. Unterscheidung untergeordneter und wesentlicher Merkmale.

Man kann eine Summe von Dingen in sehr verschiedener „Art" eintheilen, entweder nach diesem oder jenem besonders in die Augen

springenden Merkmale in einer mehr äusserlichen Weise oder nach tieferen allgemeinen Gesichtspunkten, welche das ganze Wesen der einzelnen Gegenstände zu erfassen suchen. So erhält man Systeme mit ganz verschiedener Artgruppirung. Salze lassen sich nach ihrer Farbe in weisse, rothe, grüne, blaue etc. oder nach ihrer Krystallform oder nach ihrer tiefer liegenden chemischen Constitution eintheilen. Ebenso kann man die Zellen in verschiedener Weise zu Systemen vereinigen.

Unser histologisches System ist ein rein künstliches, wenn auch ein wissenschaftlich durchaus berechtigtes und nothwendiges. Es ist ein künstliches, weil es ein einzelnes Merkmal als Criterium der Eintheilung verwendet.

Nach dem äusserlichen Merkmal der Contractilität werden die Muskelfasern eines Säugethieres, eines Mollusks, einer Meduse etc. unter der begrifflichen Einheit des Muskelgewebes zusammengefasst, und ebenso alle anderen Gewebeformen. Nun liegt aber doch wohl klar auf der Hand, dass durch das einzelne Merkmal der Contractilität das Wesen der Muskelzelle nicht erschöpft ist. Eine jede ist ja Theil eines Organismus und wird in dieser Hinsicht Eigenschaften besitzen, durch welche sie sich von der Muskelzelle eines anderen Organismus unterscheidet. Ich bezeichne sie im Gegensatz zu den histologischen Merkmalen der Gewebe als ihre Arteigenschaften, weil sie das Wesen der Zellen einer Organismenart ausmachen.

Während die histologischen Merkmale uns in den Differenzirungsproducten der Gewebe etc. erkennbar zu Tage treten, entziehen sich die Arteigenschaften der Zellen unserer directen Beobachtung, weil wir zur Zeit in die feineren, auf dem micellaren Gebiet liegenden Organisationsverhältnisse der Zellen mit unseren derzeitigen Hilfsmitteln der Forschung nicht einzudringen vermögen. Wissenschaftliche Schlüsse allgemeiner Natur sind es, die uns mit Nothwendigkeit zwingen, ausserhalb unseres Sinnesbereichs gelegene Organisationen anzunehmen.

Am besten lässt sich wohl der Punkt, auf den es hier ankommt, an dem Beispiel der Geschlechtszellen klar machen.

Wo eine Differenzirung in zwei Geschlechter im Organismenreich eingetreten ist, treffen wir in der Regel zwei Arten von Zellen, die sich nach Grösse, Inhalt, Form in sehr auffälliger Weise von einander unterscheiden: die Eier und die Samenfäden. Im histologischen Systeme stellen wir die Eier der verschiedenen Thier- und Pflanzenarten in eine Gruppe und ebenso die Samenfäden in einer anderen Gruppe zusammen; wir erhalten durch diese Zusammenstellung das merkwürdige Schauspiel, dass, während die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen ein und derselben Organismenart in allen ihren äusseren Merkmalen im höchsten Grade verschieden sind, die Eier von Organismen, die im System sehr entfernt von einander stehen, zum Beispiel von manchen Wirbelthieren und Wirbellosen, ja selbst von Pflanzen und Thieren, zum verwechseln ähnlich sind, und ebenso ihre Samenfäden. Die Eier kann man dann weiter nach der Beschaffenheit des Dotters in die bekannten Unterarten eintheilen, ebenso die Samenfäden nach weiteren Structureigenthümlichkeiten.

Das so erhaltene System ist ein in mancher Hinsicht zweckmässiges, weil es einen raschen Ueberblick über manche Verhältnisse gestattet,

aber ein durchaus künstliches, wie das ganze histologische System. Denn die Eintheilung beruht auf äusserlichen und nebensächlichen Merkmalen, lässt dagegen die wesentlichen Eigenschaften der zusammengeordneten Gebilde ganz unberücksichtigt. Was diese sind, ergibt sich aus der Erwägung, dass Ei und Samenfaden die Anlagen für einen neuen Organismus bilden, dass sie daher die für jede Organismenart charakteristischen Eigenschaften der Anlage nach enthalten müssen. Durch solche Erwägungen gewannen wir den Begriff des Idioplasmas (siehe erstes Buch, Seite 267) oder der Anlagesubstanz, welche das eigentliche Wesen der Geschlechtszelle ausmacht. In der Organisation ihres Idioplasmas müssen Eier und Samenfäden ein und derselben Organismenart im Wesentlichen gleich sein, dagegen müssen sich die Geschlechtszellen verschiedener Thierarten, z. B. einer Säugethier- und einer Vogelart, in der Beschaffenheit ihrer Idioplasmen in demselben Grade unterscheiden, als die Eigenschaften eines Säugethieres von denen eines Vogels verschieden sind.

Die so erschlossene Organisation des Idioplasmas ist mit unseren Sinnen nicht wahrnehmbar. Wären wir in der Lage, für sie eine Formel, die wahrscheinlich eine höchst complicirte sein würde, zu entwickeln, wie es die Chemiker für ihre unendlich viel einfacher aufgebauten Stoffe vermögen, so wären wir in der Lage, auf Grund der Constitutionsformeln des Idioplasmas die Geschlechtszellen der Organismen in ein System zu bringen, welches nicht, wie das histologische, auf nebensächliche, sondern auf die wesentlichen Eigenschaften gegründet ist. In einem solchen System würden männliche und weibliche Geschlechtszellen einer Organismenart wahrscheinlich nur unbedeutende Varianten derselben Constitutionsformel darbieten, während die Formeln für die Geschlechtszellen verschiedener Organismen eine Anordnung aufweisen würden, die etwa der Gruppirung der Thier- und Pflanzenspecies im natürlichen System entspräche.

Mit den verschiedenen Gewebsarten verhält es sich genau ebenso wie mit den Ei- und Samenzellen. Die histologischen Unterschiede innerhalb der Zellen sind erst secundären Ursprungs, sie beruhen auf Verschiedenheiten der für besondere Zwecke ausgeschiedenen Bildungsproducte des Protoplasmas, der formed matter von Beale; ihre Artgleichheit dagegen beruht — was das viel Wichtigere ist — auf der Organisation der die Plasmaproducte überhaupt erst bildenden Zelle, der forming matter, besonders aber auf der Constitution des von den Geschlechtszellen überkommenen Idioplasmas, welches für jede Organismenart ein besonderes ist. In den histologischen Unterschieden eines Organismus erblicke ich daher nur verschiedene Zustände von Zellen, die in der Constitution ihres Idioplasmas übereinstimmen und als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle **der Art** nach gleich sind.

Hier höre ich allerdings von Weismann und Anderen den Einwurf erheben: Wenn das Idioplasma im Stande ist, der ihr zugehörigen Zelle einen specifischen Charakter aufzudrücken, so „muss es in jeder Art von Zellen ein verschiedenes sein".

Bei einer Beantwortung dieses Einwurfes kommt es hauptsächlich darauf an, sich zu verständigen, was unter dem Wort „verschieden" gemeint ist. Denn „verschieden" ist ein sehr dehnbarer Begriff, und es wird sich zeigen, dass Weismann und ich gerade über die Art der Verschiedenheit sehr abweichende Ansichten haben.

### 3. Das Idioplasma erfährt keine Zerlegung, sondern tritt nur in verschiedene Zustände ein.

Zunächst wird weder von Nägeli noch von mir in Abrede gestellt, dass das Idioplasma in den Zellen eines Organismus an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten Verschiedenheiten zeigen kann. Denn lebende Wesen verändern sich, also auch das Idioplasma, so lange es lebt. Aus diesen Veränderungen aber ist Niemand den Schluss zu ziehen berechtigt, dass jetzt das Idioplasma auch in seinem Wesen als Träger der Arteigenschaften ein anderes geworden sei, ebenso wie Niemand von einem Organismus wegen der in der Zeit und an verschiedenen Orten seines Körpers eintretenden Veränderungen behaupten wird, dass er eine andere „Art" von Organismus geworden sei. Weismann aber fasst in seiner Keimplasmatheorie die Verschiedenheit ohne Angabe besonderer Gründe gleich so, als ob sie, wie oben auseinandergesetzt wurde, in einer vollständigen Zerlegung des Idioplasmas in ungleichwerthige Bestandtheile bestehen müsse. Die Annahme ist eine willkürliche, solange sie nicht aus biologischen Verhältnissen wahrscheinlich gemacht wird. Diese aber scheinen uns zu ganz anderen Vorstellungen hinzuführen.

Wenn das Idioplasma als eine sehr hoch organisirte Substanz und als Erbmasse mit sehr vielen Anlagen begabt ist, was sie ja nach unserer Annahme sein muss, so kann sie, wie wir glauben wahrscheinlich machen zu können, verschiedene Zustände in der Weise darbieten, dass unter besonderen Bedingungen eine ihrer vielen Anlagen zur Entwicklung kommt, während andere latent bleiben. Aendern sich die Bedingungen, so kann die entwickelte Anlage sich wieder zurückbilden, wodurch der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt wird, oder es kann das Idioplasma durch Entwicklung anderer Anlagen, die den veränderten Bedingungen entsprechen, in neue Zustände eintreten.

In dieser Art etwa bewahrt das Idioplasma seinen Charakter als Träger der Arteigenschaften, trotz aller Veränderungen, die es unter dem Wechsel der Bedingungen erfährt.

In unsere Betrachtung haben wir hier gleich ein wichtiges Moment mit eingeführt, welches Weismann überhaupt ganz ausser Acht gelassen hat, nämlich die Bedingungen. Nach Weismann verändert sich das Keimplasma aus sich selbst, durch innere Ursachen; nach unserer Auffassung dagegen spielen hierbei Bedingungen oder äussere Ursachen mit eine wesentliche Rolle. Bei dieser Gelegenheit sei noch einmal an das schon früher Gesagte (S. 46 u. 52) erinnert, dass jede Veränderung in einem complicirten organischen System stets auf viele Ursachen, die man als innere und äussere unterscheidet, zurückzuführen ist. So wirken bei Veränderung einer Zelle ausser den Eigenschaften ihres Idioplasmas (innere Ursachen) auch die Bedingungen und Umstände mit, unter denen sich die Zelle zur ganzen

äusseren Natur und insbesondere auch zu anderen Zellen des Organismus befindet, welchem sie integrirt ist.

Durch einen Vergleich mit den bekannteren Erscheinungen der Chemie lässt sich unsere Auffassung auch noch in anderer Weise erläutern. Das Hämoglobin mit seiner complicirten Constitution kann mehrere Modificationen darbieten, indem es sich verschiedene Gase lockerer oder fester angliedern kann. Tritt in Folge des Athmungsprocesses in den Lungen Sauerstoff in das Blut, so bemächtigt sich das Hämoglobin desselben und erscheint jetzt als Oxyhämoglobin, geräth es unter andere Bedingungen, wenn es sich in der Nähe von Geweben mit stärkeren Affinitäten zum Sauerstoff befindet, so wird ihm der letztere wieder entrissen; es entsteht reducirtes Hämoglobin. Wird darauf CO oder NO eingeathmet, so erscheint uns das Haemoglobin abermals in etwas abgeänderter Form als Kohlenoxyd- und Stickoxydhämoglobin. Bei allen diesen Umwandlungen bewahrt das Hämoglobin seine in der complicirten Constitution begründeten wesentlichen Eigenschaften, so dass wir die an ihm eintretenden Veränderungen nur als seine Modificationen bezeichnen. Auch kann es jeder Zeit in den ursprünglichen Zustand wieder zurückkehren, wenn die Bedingungen dazu vorhanden sind, wenn wir also geeignete chemische Körper mit stärkeren Affinitäten zum O, CO oder NO etc. mit ihm in Beziehungen bringen.

Dasselbe lehren uns alle hochmoleculären organischen Stoffe, bei denen sich ein einzelnes Atom durch Atome anderer Art oder durch kleinere Atomgruppen auf experimentellem Wege, das heisst, durch Herstellung der für jede Veränderung erforderlichen Bedingungen ersetzen lässt.

In analoger Weise — so liesse es sich vorstellen — bewahrt das Idioplasma, im Vergleich zu dessen Organisation das complicirteste chemische Molecül wohl noch ein sehr einfaches Gebilde ist, seinen Grundcharakter, seine wesentlichen Eigenschaften, trotz der Veränderungen, die sich hier oder dort an einem einzelnen Theilchen abspielen, ähnlich wie an einem einzelnen Glied complicirter Atomverkettungen in dem oben angeführten Beispiel.

In diesem Sinne sind alle noch so verschiedenartig differenzirten Zellen eines Organismus untereinander artgleich; alle sind Träger des für die betreffende Species charakteristischen Idioplasmas; ihre in den Protoplasmaproducten zu Tage tretenden Verschiedenheiten sind nur hervorgerufen dadurch, dass einzelne Zellen von ihren vielen Anlagen bald diese, bald jene mehr ausgebildet haben, die Eigenschaft, Muskelfibrillen oder Nervenfibrillen, Bindegewebe- oder elastische Fasern, Knorpel- oder Knochengrundsubstanz zu differenziren, Gallenfarbstoff, Ptyalin oder Pepsin, Glycogen oder Fett etc. etc. herzustellen, sowie die Bedingungen dazu gegeben sind.

Gegen die Hypothese von Weismann, dass die verschiedene Differenzirung der Zellen auf eine stattgehabte Auseinanderlegung ihres Idioplasmas in ungleichartige Theile hinweise, lassen sich manche Erscheinungen der Biologie als unvereinbar geltend machen. Auch hier sei wieder an die Naturgeschichte der einzelligen Organismen erinnert. Denn manche von ihnen durchlaufen ja ebenfalls eine Stufenfolge von histologisch differenzirten Entwicklungsformen, die unter Umständen erhebliche Verschiedenheiten aufweisen und sich

mit derselben Nothwendigkeit wie die Entwicklungsstadien höherer Thiere an einander schliessen. Zur Veranschaulichung mögen zwei Beispiele dienen.

Podophrya gemmipara (Fig. 28) eine Acinete, sitzt im ausgebildeten Zustand mit einem langen Stiel an anderen Körpern fest und ist am entgegengesetzten Mundpol mit Saugröhren ausgestattet. Sie pflanzt sich durch Bildung mehrerer kleiner Knospen fort, die auf ihrer Oberfläche nach Art freischwimmender, hypotricher Infusorien bewimpert sind. Diese sehen durchaus dem Mutterorganismus unähnlich aus, bewegen sich eine Zeit lang als Schwärmer im Wasser fort, setzen sich später irgendwo fest und entwickeln nun einen Stiel, Tentakeln und Saugröhren, wodurch sie erst allmählich wieder die Form des Mutterthieres gewinnen.

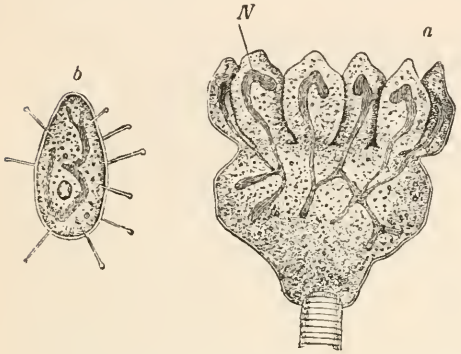



Fig. 28.

**Fig. 28. Podophrya gemmipara mit vielen Knospen.**

*a* Knospen, die sich ablösen und zum Schwärmer *b* werden. *N* Kern. Nach R. Hertwig, Zoologie.

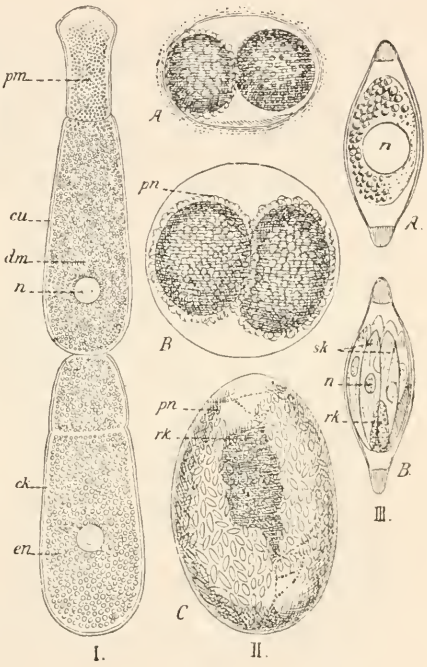



Fig. 29.

**Fig. 29. Gregarinen-Entwicklung.** Nach R. Hertwig, Zoologie.

*I* Clepsidrina blattarum in Conjugation. *ek* Ektosark. *en* Entosark. *cu* Cuticula. *pm* Protomerit. *dm* Deutomerit. *n* Kern. *II A—C* Cysten in Umwandlung zu Pseudonavicellen. *pn* Pseudonavicellen. *rk* Restkörper. *III A* Eine Pseudonavicelle stärker vergrössert. *B* Dieselbe getheilt in die sichelförmigen Keime *sk*.

Die **Gregarinen** (Fig. 29) sind grosse, in zwei Stücke, Protomerit und Deutomerit, gegliederte Zellen, mit einer oberflächlichen Cuticula und einer Lage Muskelfibrillen unter derselben. Sie encystiren sich nach vorausgegangener Conjugation und zerfallen dann unter Theilung des Kerns in zahlreiche, charakteristisch geformte Pseudonavicellen, die sich hierauf noch in die sichelförmigen Keime theilen. Aus den ausserordentlich kleinen Keimzellen entwickeln sich allmählich wieder die so ganz anders gestalteten Gregarinenzellen.

So lassen sich noch viele derartige Metamorphosen von einzelligen Organismen anführen, wobei die Arteigenschaften von einem auf den andern Zustand einfach übertragen werden. Derartige Verhältnisse bei den Einzelligen sind ein schlagender Beweis, wie unrichtig es

wäre, wenn wir aus dem verschiedenen Aussehen zweier Zellen, wie es Weismann für die vielzelligen Organismen gethan hat, die Folgerung ziehen wollten, dass in ihnen das Idioplasma durch Zerlegung in ungleichwerthige Bestandtheile ein verschiedenes geworden sein müsse, was ja dann nothwendiger Weise auch eine Veränderung der Arteigenschaften zur Folge haben müsste. Denn wenn überhaupt die Arteigenschaften an eine Substanz gebunden sind, die als Erbmasse von dem Mutter- auf den Tochterorganismus übertragen wird, so müssen die infusorienartigen Schwärmer der Acineten und die sichelförmigen Keime der Gregarinen sie besitzen, obwohl sie vom Mutterorganismus äusserlich eine Zeit lang total verschieden sind: sie wandeln sich ja wieder in eine Acinete oder Gregarine um, gleich der Form, von der sie selbst als Keime abstammen.

### 4. Weitere Beweise für die Ansicht, dass alle Zellen im Organismus Träger der Arteigenschaften sind.

Mit Weismann's Hypothese einer Zerlegung des Idioplasmas durch erbungleiche Theilung lassen sich ferner die Erscheinungen der Reproduction, der Keim- und Knospenbildung, ohne Annahme besonderer Hilfshypothesen gar nicht in Einklang bringen.

Bei vielen niederen Thieren und Pflanzen haben kleine Stückchen Körpersubstanz, die man den verschiedensten Regionen entnehmen kann, das Vermögen, wieder den ganzen Organismus aus sich zu reproduciren. Bei der Annahme einer erbungleichen Theilung der aus dem Ei hervorgehenden Zellen ist dies nicht begreiflich, wohl aber, wenn jede Zelle, wie das Ei, in Folge erbgleicher Theilung die Anlage zum Ganzen enthält und daher nur der besonderen Bedingungen bedarf, um selbst wieder Keimzelle zu werden.

In einer anderen Richtung lehren wieder die Ergebnisse der Pfropfung, der Transplantation und Transfusion, dass alle Zellen und Gewebe eines Organismus ausser ihren sichtbaren, histologischen Eigenschaften auch noch latente, weniger offen zu Tage liegende Eigenschaften besitzen, welche sich als der Art eigenthümlich nachweisen lassen und daher auf die gleichmässige Verbreitung des Idioplasmas durch den ganzen Organismus hinweisen.

Besonders aber fallen gegen die Weismann'sche Hypothese schwer in's Gewicht alle Experimente, durch welche der Entwicklungsprocess in seinen einzelnen Stadien abgeändert werden kann. Denn es lässt sich auf diesem Wege beweisen, dass die einzelnen, durch Theilung entstehenden Zellen keineswegs durch einen voraus bestimmten Plan, der in der complicirten Architektur des Idioplasmas gegeben und durch die Art seiner Auseinanderlegung vollzogen wird, unabweislich nur für eine bestimmte Rolle von vornherein prädestinirt sind. Ich meine die Experimente von Driesch und mir, durch welche schon die ersten Embryonalzellen gezwungen werden können, sich zu anderen Stücken des Embryo auszubilden, als es beim normalen Entwicklungsverlauf der Fall gewesen sein würde.

Driesch hat befruchtete Echinodermeneier in sinnreicher Weise zwischen Glasplatten allmählich abgeplattet und dadurch bewirkt, dass die ersten sechszehn Zellen nicht, wie es normal geschieht, durch verticale und horizontale Theilebenen, die in wechselnder Folge auf-

treten, sondern nur durch verticale Theilebenen von einander getrennt werden (Fig. 30). In der einschichtigen Zellenplatte haben die Kerne der einzelnen Embryonalzellen natürlich eine ganz andere Lage zu einander eingenommen, als es bei normaler Entwicklung der Fall ist. Da trotzdem normale Plutei aus so behandelten Eiern gezüchtet werden konnten, zieht Driesch den zutreffenden Schluss, dass die Embryonalzellen der Echiniden als ein gleichartiges Material anzusehen sind, welches man in beliebiger Weise wie einen Haufen Kugeln durch einander werfen kann, ohne dass seine normale Entwicklungsfähigkeit darunter im mindesten leidet. Eine solche Vertauschung ist ohne Schaden für das Entwicklungsproduct selbstverständlicher Weise nur dann möglich, wenn ein Kern dem andern in seinen Eigenschaften gleicht, das heisst, wenn alle Kerne durch erbgleiche Theilung vom Furchungskern abstammen.

Aehnliche Experimente habe ich an Froscheiern angestellt (Fig. 31). Diese wurden am Beginn der Furchung entweder zwischen parallelen, horizontal gelagerten oder zwischen vertical gestellten Glasplatten zu einer Scheibe zusammengepresst. Im ersten Falle wurden sie dorsiventral, d. h. in der Richtung vom animalen zu dem vegetativen Pol, im zweiten Fall senkrecht zu dieser Richtung, also seitlich abgeplattet. Dadurch wurde in jedem Fall ein durchaus abweichender Verlauf des Furchungsprocesses und eine anderweitige Vertheilung der Kerne im Dotter künstlich hervorgerufen.

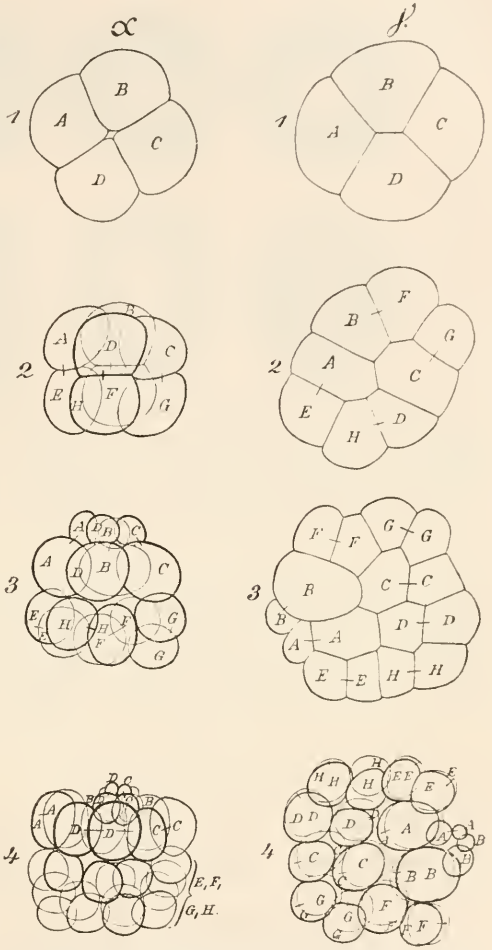


**Fig. 30. Erste Furchungsstadien von Echinus mikrotuberculatus.**

*α* Normale Furchung. *γ* Furchung eines Eies unter Pressung, welche erst auf dem sechszehnzelligen Stadium aufgehoben wurde. *1* Vier-, *2* acht-, *3* sechszehn-, *4* zweiunddreissigzelliges Stadium. Nach Driesch.

Um die Verhältnisse dem Leser recht anschaulich zu machen, sollen die drei Schemata *A*, *B*, *C* (Fig. 31) dienen, von welchen *A* über die Vertheilung der Kernsubstanz bei normal gefurchten Eiern Aufschluss gibt, *B* bei Eiern, die zwischen parallelen, horizontal ge-

lagerten Platten gepresst sind, und *C* bei Eiern, die eine Pressung zwischen vertical gestellten Glasplatten erfahren haben. Die Schemata zeigen uns die Lage der Furchungszellen und ihrer Kerne bei Betrachtung des Eies vom animalen Pol aus. Auf den Stadien, wo durch

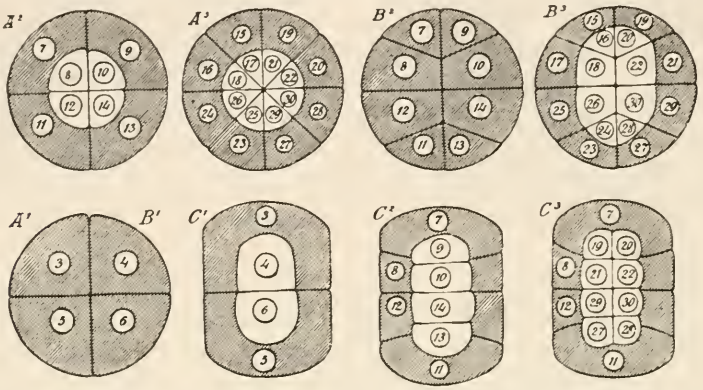
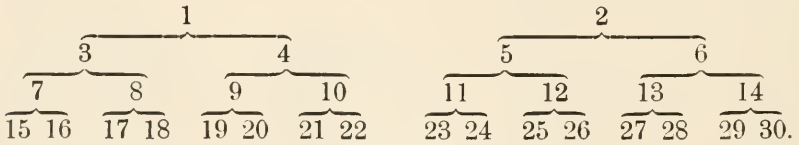


**Fig. 31.** Schemata von Froscheiern, welche zeigen, wie das Kernmaterial bei Abänderung des Furchungsprocesses verlagert wird. Die mit gleichen Zahlen benannten Kerne sind in den einzelnen Schemata immer gleicher Herkunft. Alle Eier sind vom animalen Pol aus gesehen.

*A* Normal entwickelte Eier. *B* Zwischen horizontalen Platten gepresste Eier. *C* Zwischen verticalen Platten gepresste Eier.

die Theilung zwei über einander gelegene Zellschichten gebildet worden sind, ist die tiefer gelegene von der anderen durch Schraffirung kenntlich gemacht worden. In den drei Schemata haben die Kerne Zahlen erhalten, damit der Leser sofort weiss, in welcher Reihenfolge sie von den Kernen der beiden ersten Furchungszellen abstammen. Es wird dies durch folgende zwei Stammbäume ausgedrückt:




In den drei Schemata sind also die gleich bezifferten Kerne sowohl von gleicher Abstammung, als auch nach der Roux-Weismann'schen Hypothese von gleicher Qualität, während die verschieden bezifferten Kerne in ihren Eigenschaften von einander abweichen.

Sehen wir nun, wie die Kerne bei den drei verschiedenen, zum Theil experimentell erzeugten Arten des Furchungsprocesses im Eiraum vertheilt werden.

Im ersten Theilungscyklus gleichen sich die Kerne in allen Fällen; beim zweiten Cyklus tritt der erste Unterschied auf: bei $A^1$ und $B^1$ liegen die Kerne 3 und 5 nach links, 4 und 6 nach rechts von der zweiten Theilungsebene, welche nach einer Hypothese von Roux der Medianebene des späteren Embryo entsprechen würde; bei $C^1$ dagegen sind sie in 2 Schichten über einander gelagert, 4 und 6 dorsal, 3 und 5 ventral.

Im dritten Cyklus ist in keinem Falle mehr eine Übereinstimmung in der Lage der Kerne vorhanden.

In Schema $A^2$ und $B^2$ sind zwar die Kerne noch in gleicher Weise nach links und rechts von der Medianebene vertheilt, aber dort liegen sie in doppelter Schicht über-, hier in einfacher Schicht hintereinander. Die Kerne 8, 10, 12, 14, welche in $A^2$ der oberen Lage angehören, nehmen in $B^2$ die Mitte der einschichtigen Scheibe ein und haben die in $A$ ventral gelegenen Kerne 7 und 9, 11 und 13 nach entgegengesetzten Enden nach den Kanten der Scheibe auseinander gedrängt.

In Schema $C^2$ endlich ist auch auf dem dritten Theilstadium noch keine Medianebene entstanden; es liegen die Kerne 9, 10, 14, 13, die in $A^2$ und $B^2$ der rechten Körperseite angehören, in der dorsalen Zellschicht und die Kerne, 7, 8, 12, 11 ventralwärts. Im vierten Theilungscyklus ist das Kernmaterial, wie eine Vergleichung der Figuren $A^3$—$C^3$ lehrt, im Eiraum noch mehr durch einander gewürfelt.

Während im normal geformten und gelagerten Ei die Vervielfältigung und Vertheilung der Kernsubstanz in nahezu identischer, typischer Weise erfolgt, genügt schon die blosse Abänderung der Kugelform zum Cylinder oder zur Scheibe, um eine vollständige Andersvertheilung hervorzurufen, wenn wir die Kerne auf Grund ihres Stammbaumes mit einander vergleichen. Je nach dieser oder jener Art des Furchungsverlaufes werden sie bald mit diesem, bald mit jenem Raumtheil der Dottersubstanz in Verbindung gebracht und zu einem Zellindividuum abgesondert.

Wenn wirklich die Kerne durch den Furchungsprocess mit verschiedenen Qualitäten ausgestattet würden, wodurch die sie bergenden Dotterstücke von vornherein zu einem bestimmten Stücke des Embryos zu werden gezwungen wären, was für absonderliche Missbildungen müssten dann aus den Eiern mit dem in verschiedenster Weise „durch einander gewürfelten“ Kernmaterial entstehen? —

### 5. Künstliche Hilfshypothesen von Weismann und Roux.

Zur Erklärung der zahlreichen verschiedenartigen Erscheinungen, welche sich mit der Zerlegung des Keimplasmas in Determinantengruppen und mit der Annahme der erbungleichen Theilung nicht vereinbaren lassen, haben Weismann und Roux mehrere **Zusatzhypothesen**, die ich nicht unerwähnt lassen will, aufgestellt.

Da das Keimplasma aus sehr zahlreichen Iden besteht, von denen ein jedes sämmtliche Anlagen enthält, lässt Weismann nur eine Anzahl durch erbungleiche Theilung in die Determinanten zerlegt werden, welche den Verlauf der Embryogenese und den endlichen Charakter der Zellen bestimmen, einen anderen Theil dagegen unzerlegt bleiben, indem er seine Determinanten fest zusammenhält und sie bei den Zelltheilungen nicht in ungleichen Gruppen auf die Tochterzellen vertheilt werden lässt. Der erstere Theil der Ide wird als actives, zerlegbares Keimplasma, der andere dagegen als inactives oder gebundenes Keimplasma oder als Nebenkeimplasma bezeichnet. Die activen Iden dienen zur Erklärung der embryonalen Vorgänge, welche von ihnen geleitet werden, das Nebenkeimplasma dagegen bleibt für die späteren Fortpflanzungszellen, sowie für die Bildung von Knospen reservirt; es wird vom befruchteten Ei aus in gebundenem Zustand neben anderem activ werden-

den Keimplasma durch mehr oder minder lange Zellfolgen hindurch bei der Zelltheilung weitergegeben bis zu den Orten schliesslich, wo die Geschlechtsorgane oder wo Knospen entstehen. In ähnlicher Weise werden auch die Processe der Regeneration aus dem Vorhandensein von „inactivem Nebenidioplasma" zu erklären versucht.

Alle diese Zusatz-Hypothesen laufen im Wesentlichen darauf hinaus, den Theil der Anlagen, welcher durch erbungleiche Theilung aus den Zellen herausbefördert wurde, jetzt wieder in sie hineinschlüpfen zu lassen. Ausser den schon oben (Seite 61) beschriebenen zwei Arten der Kerntheilung wird daher jetzt sogar noch eine dritte Art angenommen. Das Keimplasma kann sich gleichzeitig sowohl erbgleich als auch erbungleich theilen, wodurch es für alle Fälle der Erklärung anscheinend brauchbar wird. Es lässt sich so sondern gewissermaassen in eine active und in eine Reservearmee. Die active Armee wird durch erbungleiche Theilung allmählich in die Divisionen, Brigaden, Regimenter, Bataillone etc. der den einzelnen Zellgruppen zufallenden Determinanten zerlegt und führt auf diese Weise nach einem im Keimplasma schon prädestinirten Plan die Evolution des Entwicklungsprocesses aus. Die passive Reservearmee dagegen wird durch erbgleiche Theilung vervielfältigt, und wo es die Verhältnisse nothwendig machen, wird gewissen Theilen der operirenden Armee, einem Regiment, einem Bataillon, einer Compagnie oder einem einzelnen Zug, je eine ganze Reservearmee mit auf den Weg gegeben.

Für gewöhnlich soll diese Beigabe in einem gebundenen oder inactiven Zustand verharren, so dass sie auf den Verlauf des normalen Entwicklungsprocesses und auf den Charakter der sie bergenden Zellen keinen Einfluss hat; für besondere Fälle aber ist sie in Wirksamkeit zu treten berufen (gebundenes Keimplasma, inactives Nebenidioplasma, Knospungsidioplasma).

Trotz dieser willkürlichen Hilfsannahmen bleibt es, wie mir durch die mitgetheilten Thatsachen bewiesen zu sein scheint, ein unhaltbarer Standpunkt, wenn Weismann nur einem Theil der Zellen, je nachdem er es gerade braucht, „gebundenes Keimplasma als Reservearmee" zutheilt. Angesichts der von Driesch, und mir angestellten Experimente, die lehren, wie die ersten Kerngenerationen gleich einem Haufen von Kugeln im Eiraum durch einander gewürfelt werden können, im Hinblick ferner auf andere, erst später (Capitel X) mitzutheilende Resultate, dass aus der Hälfte, einem Viertel oder Achtel eines Eies ein ganzer Embryo werden kann, bleibt für die Weismann-Roux'sche Theorie eigentlich nichts Anderes übrig, als jede Zelle mit Nebenidioplasma für unvorhergesehene Fälle auszurüsten. Dann stehen wir aber auf dem von mir vertretenen Standpunkt, dass jede Zelle im Entwicklungsprocess mit dem vollen Keimplasma des Eies ausgerüstet wird, mit dem Unterschied allerdings, dass Weismann es in eine active und Reservearmee theilt, während mir diese Unterscheidung überflüssig zu sein scheint, weil sich damit doch nichts erklären lässt. Denn bei jeder Störung des Entwicklungsprocesses muss ja der im voraus bestimmte Operationsplan der activen Armee nicht mehr verwerthbar sein. Wie soll sich der complicirte, in der festen Architektur des Keimplasmas begründete Entwicklungsmechanismus den wechselnden Verhältnissen anpassen? Welche Verwirrung muss entstehen, wenn durch äussere Eingriffe bald in dieser, bald in jener Weise die Abtheilungen der activen Armee in Unordnung gebracht

werden, und wenn dann den zerstreuten Trümmern derselben die Reservearmeen mit ihrem Vorrath latenter Anlagen zu Hilfe kommen sollen? Wer gebietet den durch den prästabilirten Plan zur Activität bestimmten Determinanten, jetzt nicht mehr zu determiniren an Stellen, wo es nicht mehr passt, und wer reactivirt die Anlagen der Reservearmee, die im Entwicklungsplan gebunden bleiben sollten, an Stellen, wo ihre Hilfe nothwendig geworden ist?

### 6. Endergebniss.

Mir scheint, dass die Determinantenlehre bei jeder Aenderung der im Entwicklungsplan nicht vorgezeichneten Verhältnisse versagt, und dass hierdurch, wie durch die nachgewiesene Unmöglichkeit einer erbungleichen Theilung die Keimplasmatheorie das Wesen des organischen Entwicklungsprozesses nicht erklären kann. Schon in philosophischer Hinsicht beruht sie auf falschen Grundannahmen. Denn die Entwicklung des Eies ist weder eine Selbstdifferenzirung, noch verläuft sie auf Grund von Selbstdetermination der Zellen.

Der Entwicklungsprocess, um verstanden zu werden, muss vielmehr erfasst werden als ein kleines Stückchen des Naturverlaufs, das will heissen: das Ei entwickelt sich in unmittelbarstem Zusammenhang, in steter Fühlung mit dem Naturganzen unter Benutzung der es umgebenden Aussenwelt. Stoff und Kraft treten beständig in dasselbe ein und aus. Das Ei ist daher kein mechanisches Kunstwerk, dessen Mechanismus nur in Gang gesetzt zu werden braucht, um dann ruhig in der ihm vorgeschriebenen Weise abzulaufen, sondern ein Organismus, dessen Leben auf jeder Stufe der Entwicklung und zu jeder Zeit auf seinem beständigen Verkehr mit der Aussenwelt beruht.

Von diesen Gesichtspunkten aus ist auf den folgenden Seiten der Versuch gemacht worden, die Grundzüge für eine Entwicklungstheorie zu entwerfen. Im Gegensatz zur Keimplasmatheorie, welche durch einen in das Ei hineinconstruirten, in der Architektur und der gesetzmässigen Zerlegung des Keimplasmas gegebenen Mechanismus die Entwicklung mechanisch als Evolution und Präformation zu begreifen sucht, bezeichne ich meine Theorie der Entwicklung als die Theorie der Biogenesis.

Durch sie wird, wie schon im Namen ausgedrückt ist, das Ei als ein mit allen Eigenschaften des Lebens ausgerüsteter Organismus, als ein Lebewesen oder Bion, erfasst. Die Entwicklung ist ein Naturprocess, der auf dem Zusammenwirken der durch Vermehrung der Eizelle entstehenden artgleichen Lebewesen beruht und sich unter dem beständigen Einfluss der Aussenwelt und in beständiger Fühlung mit ihr vollzieht. Dieser Vorgang ist ein durchaus epigenetischer.

Auf der anderen Seite überbrückt indessen die Theorie der Biogenesis in gewisser Hinsicht die tiefe Kluft, welcher früher zwischen der alten Präformationstheorie und der Theorie der Epigenese von Caspar Friedrich Wolff bestand, dadurch, dass sie zum Ausgangspunkt und zur Grundlage der Entwicklung ein kleines Lebewesen mit einer schon ausserordentlich complicirt beschaffenen Anlagesubstanz annimmt. Denn der Organismus der Eizelle ver-

einigt auch in unsern Augen in sich die Hauptbedingungen, durch welche der specifische oder „artgemässe“ Verlauf und das Endergebniss des Processes in erster Linie bestimmt wird.

---

## Literatur zu Capitel VI.


1) **H. Driesch.** *Entwicklungsmechanische Studien. I—VI. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LIII. LV.*
2) *Derselbe. Zur Theorie der thierischen Formbildung. Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1893.*
3) *Derselbe. Die Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anatom. Anzeiger Bd. VIII. 1893.*
4) **Oscar Hertwig.** *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulare Streitfragen. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XXXVI. 1890. Seite 86—100.*
5) *Derselbe. Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Jena 1894.*
6) *Derselbe. Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893.*
7) *Derselbe. Aeltere und neuere Entwicklungstheorieen. Ein Vortrag. Berlin, Hirschwald. 1892.*
8) **Nägeli.** *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.*
9) **Wilhelm Roux.** *Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biologie Bd. XXI. 1885.*
10) *Derselbe. Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883.*
11) *Derselbe. Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Archiv Bd. CXIV. 1888.*
12) *Derselbe. Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. d. anat. Gesellsch. d. 6. Vers. in Wien 1892.*
13) *Derselbe. Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anatom. Hefte von Merkel u. Bonnet 1893.*
14) *Derselbe. Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. II. 1895.*
15) **Weismann.** *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*
16) *Derselbe. Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. 1893.*
17) *Derselbe. Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.*
18) *Derselbe. Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895.*
19) *Derselbe. Ueber Germinalselection. Extrait du compte rendu des séances du troisième congrès international de zoologie. Leiden 1896.*

## SIEBENTES CAPITEL.

# Ueber die Ursachen, durch welche Zellenaggregate in Gewebe und Organe gesondert werden.

### II. Die Theorie der Biogenesis.

Die durch ihre Abstammung artgleichen Zellen, welche sich zu einem organischen System höherer Ordnung verbinden, werden im Laufe des Entwicklungsprocesses durch die Verhältnisse determinirt, in welche sie eintreten. Bei Veränderungen derselben ändert sich auch ihr Zustand. Denn wie im ersten Buch schon ausführlicher nachgewiesen wurde, und wie von einem anderen Standpunkt aus noch im Capitel XIII u. XVII gezeigt werden wird, ist der Zellenorganismus eine in allerhöchstem Grade reizbare Substanz, so dass geringste Anstösse genügen, um Veränderungen in ihr hervorzurufen.

Die sich im Laufe der Entwicklung fortwährend verändernden Verhältnisse, in welche die Zellen eintreten, lassen sich in zwei Gruppen sondern.

Die eine Gruppe bilden die verschiedenerlei Beziehungen zur Aussenwelt mit ihren zahlreichen Kräften. Wir wollen sie mit Herbert Spencer kurzweg als die äusseren Factoren des organischen Entwicklungsprocesses benennen.

Die zweite nicht minder wichtige, ja für den thierischen Organismus noch viel bedeutsamere Gruppe liefern die Beziehungen, in welchen sich eine Zelle zu allen übrigen Zellen des Aggregates befindet. Letztere sind für die einzelne Zelle in gewissem Sinne ja auch ein Stück Aussenwelt, mit welchem sie auf den im vierten Capitel besprochenen vier verschiedenen Wegen in ununterbrochenem Verkehr steht. Vom Standpunkt der Zelle aus lässt sich die Aussenwelt gewissermaassen in zwei Kreise zerlegen, in einen inneren Kreis, welcher ihren Verkehr mit den übrigen Zellen des übergeordneten Organismus oder ihre nähere und engere Aussenwelt umfasst, und einen äusseren Kreis, ihre Beziehungen zur übrigen Natur oder zu ihrer entfernteren Aussenwelt.

Wenn wir unseren Standpunkt dagegen wechseln und vom Organismus höherer Ordnung selbst ausgehen, so fällt der innere Kreis,

den wir eben für die Zelle als ihre nähere Aussenwelt unterschieden haben, in den Organismus selbst, gewissermaassen mit in seine Innenwelt hinein. Was für die Zelle äussere Ursachen, sind für den übergeordneten Organismus innere Ursachen oder in der Terminologie von Herbert Spencer: innere Factoren des organischen Entwicklungsprocesses.

Es ist klar, dass bei den inneren Factoren dann wieder zwei wichtige Unterscheidungen zu machen sind. Denn ausser den Wechselwirkungen der Zellen auf einander sind als innere Factoren auch noch die Eigenschaften oder die Anlagen der Zellen selbst zu nennen, jene Eigenschaften, aus welchen Weismann den ganzen Entwicklungsprocess einzig und allein zu erklären versucht hat. Ich nenne sie die inneren Factoren im engeren Sinne; sie sind die einzigen sogar, wenn wir uns wieder auf den Standpunkt der Zelle stellen, oder wenn wir unsere Untersuchung mit dem ungetheilten Ei oder dem Anfang der Entwicklung beginnen, wo die Beziehungen der Zellen zu einander, oder unsere zweite Kategorie innerer Ursachen im weiteren Sinne, ja von selbst noch wegfallen.

Im Folgenden wollen wir an diesen drei Unterscheidungen festhalten und zunächst von allgemeinen Gesichtspunkten aus, dann an speciellen Fällen, gestützt auf Thatsachen und Experimente, untersuchen, wie die Zellen durch die äusseren und inneren Factoren des Entwicklungsprocesses (die letzteren in weiterem und engerem Sinne genommen) determinirt und in Gewebe und Organe eines übergeordneten Organismus umgewandelt werden.

### 1. Erstes Gesetz. Die Wichtigkeit constanter Verhältnisse für die Ausbildung besonderer Functionen und Structuren an den Zellen. (Specifische Energie.)

Bei dem Verkehr der Zelle mit ihrer entfernteren und näheren Aussenwelt sind zwei Unterscheidungen zu machen; entweder befindet sie sich in beständig wechselnden, verschiedenartigen oder in constanten, gleichbleibenden Beziehungen zu ihrer Umgebung. Das Ergebniss muss in beiden Fällen ein verschiedenes sein. Im ersteren Falle erhält die Zelle nach keiner Richtung eine besonders differenzirte Organisation, da sie, um unter den wechselnden Bedingungen zu bestehen, bald in dieser, bald in jener Weise mit Gegenwirkungen antworten muss. Das Protoplasma ist der Urtypus einer derartig organisirten, in einem beständigen labilen Gleichgewicht seiner Theile befindlichen, sich zersetzenden und wieder erzeugenden, im beständigen Wechsel sich erhaltenden Substanz.

Wenn sich dagegen die Zelle unter gleich bleibenden Bedingungen befindet und von einer das Leben selbst nicht vernichtenden, aber häufig und beständig wiederkehrenden Reizursache getroffen wird, so ist damit die Möglichkeit zur Ausbildung einer bestimmter ausgeprägten, weil für constant gewordene Verhältnisse einseitig eingerichteten Organisation gegeben.

Auf den gleichen Reiz antwortet die Zelle durch gleichmässig sich wiederholende Reizwirkungen. Sie ist daher immer in einer bestimmten Richtung thätig oder in Function. Von den zahlreichen Functionen, in welche sich die Lebensthätigkeit einer Zelle zerlegen lässt, wird eine, welche die Reaction gegen die

beständig wirkende äussere Ursache darstellt, vorzugsweise geübt und ausgebildet. So hat jetzt die Zelle durch ihre besondere Art, sich mit der Aussenwelt in Verkehr zu setzen, eine Hauptfunction erhalten, welche für sie ein Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Zellen geworden ist, welche sich unter anderen Verhältnissen befinden und daher anders reagiren.

Nun kann keine Zelle thätig oder in Function sein, ohne hierbei irgend welche Veränderungen in ihrer stofflichen Zusammensetzung zu erfahren, die, wie wir früher gesehen haben, eine ausserordentlich complicirte ist, so dass zahlreiche chemische Processe gleichzeitig neben einander im Laboratorium der Zelle ablaufen können. Die Veränderungen in ihr müssen in einer bestimmten Richtung erfolgen, wenn die Function der Zelle eine bestimmte ist; und sie werden dem Beobachter sichtbar werden müssen, wenn die bei den chemischen Processen gebildeten specifischen Producte sich in dem Protoplasmakörper mit unseren mikroskopischen Hilfsmitteln differenziren lassen. In diesem Falle findet die in einseitiger und bestimmter Richtung vor sich gehende Function der Zelle einen für uns sichtbaren Ausdruck auch in der besonderen Art ihrer Organisation oder, wie man gewöhnlich sagt, in einer Structur, welche für die bestimmte Art ihrer Function charakteristisch ist. So hat die Ausbildung des Vermögens der Zelle, sich in einer stets gleichen Richtung energisch zusammenzuziehen, ihren sichtbaren Ausdruck gefunden in der eigenthümlichen Structur der contractilen Muskelsubstanz, ihr Vermögen, Reize fortzuleiten, in der Differenzirung der Nervenfibrillen, ihre Reaction gegen schädigende Reize der Aussenwelt in der Absonderung einer Hüllschicht, die aus einer chemisch weniger leicht veränderlichen Substanz besteht.

Wenn zuweilen eine Zelle in ausgeprägter Weise functionirt, ohne in ihrer Organisation besondere Eigenthümlichkeiten aufzuweisen, so ist hieraus weniger zu schliessen, dass solche fehlen, als dass sie ausserhalb der Grenze unseres Wahrnehmungsvermögens liegen. Function und Structur sind ebenso wie Kraft und Stoff, Seele und Leib, zwei zusammengehörige und sich ergänzende Begriffe. Der eine kann ohne den anderen nicht gedacht werden. Denn eine bestimmte Function setzt allemal auch eine bestimmte Structur oder eine entsprechend organisirte materielle Grundlage voraus, sowie eine bestimmte Structur auch nur in einer ihr gemässen Weise fungiren kann. Somit müssen sich zwischen ursprünglich gleichartigen Zellen eines Aggregates gleichzeitig mit den functionellen auch structurelle (resp. stoffliche) Verschiedenheiten ausbilden.

Dieses Verhältniss verdient besonders betont zu werden, da vielfach unklare und unrichtige Auffassungen hierüber geäussert werden. Denn es ist sowohl falsch zu sagen, wie man zuweilen liest, dass die Function eine bestimmte Structur erzeuge oder die Ursache einer solchen sei, wie es falsch ist, dass erst die Structur sich bilde und dann die Function nachfolge[1]). Daher ist wegen der ihm anhaftenden Unklarheit auch der Ausdruck „Princip der functionellen Selbstgestaltung des Zweckmässigen“ zu verwerfen. Denn da nichts aus sich selbst entstehen kann, so ist einerseits der Begriff

[1]) Zusatz Seite 89.

Selbstgestaltung ein irreleitender; andererseits aber ist es aus dem oben angegebenen Grunde ebensowenig möglich, von einer Selbstgestaltung durch Function zu reden; vielmehr ist das Verhältniss so, dass eine bestimmte Structur mit einer ihr gemässen Function an einer reizbaren Substanz entsteht, wenn bestimmte, gleich bleibende Ursachen in häufiger Wiederkehr auf sie einwirken.

Ueberflüssig ist daher auch die jetzt so häufig beliebte Verkoppelung der Worte „Function und Structur“ in den Ausdrücken „functionelle Structur“ und „functionelle Gestalt“. Denn will man damit nur ausdrücken, dass die Besonderheit einer Structur oder Gestalt sich auch in ihrer Function und umgekehrt ausspricht, so sagt man, im Grunde genommen, etwas sehr Selbstverständliches; einen Fehler aber würde man begehen, wenn etwa mit dem Ausdruck angedeutet werden sollte, dass es Structuren von zweifacher Art gebe, Structuren und Gestalten „mit“ und „ohne Function“, was nicht der Fall ist. Denn die Function jedes Dinges hängt mit seiner Structur und seiner Gestalt untrennbar zusammen. Man kann in der Mechanik keinen Keil als eine Kugel und keine Kugel als einen Keil verwenden: wenn daher ein Stück Holz als Keil oder als Kugel dienen soll, so muss man ihm selbstverständlicher Weise die der beabsichtigten Gebrauchsweise zweckentsprechende Form geben.

In diesen Bemerkungen liegt kein Widerspruch zu der Thatsache, dass eine Structur nicht zu functioniren braucht oder überhaupt der Möglichkeit zu functioniren vorübergehend oder dauernd beraubt sein kann, zum Beispiel wenn ein Muskel und Nerv ruht, oder wenn er durch Zerstörung seines Zusammenhangs mit den zu ihm gehörigen Theilen ausser Function gesetzt ist. Denn auch in diesem Falle behält der Muskel oder Nerv, solange seine Structur noch bestehen bleibt, eine für Contraction und für Reizleitung eingerichtete und keine andere Structur. Erst in dem Maasse, als sie durch Inactivitäts-Atrophie zu Grunde geht, hört auch die Möglichkeit auf, als Muskel- und Nervenfaser zu functioniren.

Bei der Erörterung des Verhältnisses, in welchem Structur und Function zu einander stehen, ist wohl der geeignetste Ort, auch auf den in der Physiologie häufiger gebrauchten Ausdruck der specifischen Energie näher einzugehen. Bekanntlich hat ihn zuerst Johannes Müller für das Verhalten der Sinnesnerven eingeführt und damit die eigenthümliche Art bezeichnet, wie ein Sinnesnerv reagirt, wenn er in verschiedener Weise gereizt wird.

Ein Sehnerv antwortet immer nur mit Lichtempfindung, mag die Netzhaut in normaler Weise von Lichtstrahlen getroffen werden, oder mag der Stumpf des Sehnerven nach Entfernung des Augapfels auf elektrischem, chemischem oder mechanischem Wege direct gereizt werden. Der Hörnerv vermittelt nur Gehörsempfindungen, auch dann, wenn er durch entzündliche Processe im Labyrinth in Mitleidenschaft gezogen wird.

Es lässt sich dieses Verhalten der Sinnesnerven daraus erklären, dass sie zwischen eigenartig construirte, periphere und centrale Endapparate, zwischen das Sinnesorgan und das im nervösen Centralorgan gelegene „Erfolgsorgan“ eingeschaltet sind. Da das mit der Netzhaut verknüpfte Centralorgan immer nur Lichtreize zugeführt erhält und auf sie mit einer Gegenwirkung antwortet, die

von uns als Licht empfunden wird, hat es auch eine specifische Organisation in der oben ausgeführten Weise gewonnen; auf Grund derselben muss auch bei Erregung der Sehnervenfaser durch anders-geartete Reize wieder die Empfindung Licht wachgerufen werden, wie die Muskelfaser auf jeden Reiz vermöge ihrer Structur nur mit einer Zusammenziehung und nicht anders antworten kann. Specifische Energie ist daher ebenfalls ein Anzeichen für specifische Organisation auch von solchen Theilen, an denen wir sie zu erkennen nicht in der Lage sind.

Einem gleichen Ideengang folgend, hat Sachs dem Ausdruck „specifische Energie" in der Pflanzenphysiologie eine allgemeine Fassung gegeben, indem er reizbare Pflanzenorgane wie die Sinnesorgane der Thiere mit specifischen Energieen ausgestattet sein lässt. Sachs versteht darunter „im Grunde nichts Anderes als den durch die Structur der Organe vermittelten Verkehr derselben mit der Aussenwelt".

Der Ausdruck „specifische Energie" besagt daher so viel als besondere Function auf Grund besonderer Structur. In diesem Sinne sind alle Organe und Gewebe vermöge der ihnen eigenthümlichen Organisation und Structur mit ihren besonderen, nur ihnen eigenen Energieen ausgestattet, mit welchen sie im Organismus wirken, und durch welche sie mit der Aussenwelt in Verkehr treten.

### 2. Zweites Gesetz. Die Wichtigkeit der Wechselwirkung mit anderen Zellen für die Ausbildung besonderer Function und Structur in einer Zelle. (Gesetz der physiologischen Arbeitstheilung.)

Unser oben aufgestelltes erstes Gesetz, dass eine Zelle, um eine besondere Function (specifische Energie) und Structur zu erwerben, unter constante und gleichbleibende Beziehungen zu ihrer Umgebung gerathen und gleichförmigen, sich häufig wiederholenden Einwirkungen ausgesetzt sein muss, bedarf noch eines wichtigen Zusatzes. Es lässt sich nämlich zeigen, dass äussere Einwirkungen in einem Aggregat von Zellen viel intensivere und verschiedenartigere Veränderungen hervorrufen, als wenn sie nur eine vereinzelte, für sich lebende Zelle treffen. Die letztere kann sich nicht in dem Maasse, wie es in einem Zellenaggregat möglich ist, in einer Richtung einseitig entwickeln; denn sie muss gleichzeitig zahlreiche verschiedene Functionen, soweit sie für die Entstehung ihres Lebens nothwendig sind, auszuüben im Stande sein und muss sich demnach die hierfür eingerichtete, gewissermaassen labile Organisation bewahren. Die Beziehungen, in welche sie überhaupt zur Aussenwelt treten kann, sind hierdurch eingeschränkt. Denn sie kann nur solche Veränderungen eingehen und nur solche Structuren ausbilden, welche mit dem Bestand ihrer übrigen Functionen und ihrer damit zusammenhängenden Organisation verträglich sind.

Um ein Beispiel anzuführen, so darf eine einzelne Pflanzenzelle ihren Chlorophyllapparat nicht verlieren, da ohne seinen Besitz pflanzliches Protoplasma nicht die zum Leben, zum Wachsen und zur Fortpflanzung nöthigen Stoffe bilden kann; sie muss daher unter Einflüssen der Aussenwelt, die zur Rückbildung des Chlorophyllapparates

führen, zu Grunde gehen. In vielzelligen Pflanzen dagegen sehen wir die Zellen im Innern der Zweige und in den Wurzeln das Chlorophyll ohne Schaden verlieren.

Oder nehmen wir Beispiele vom thierischen Gebiet. Eine einzellebende Zelle wird niemals wie die Oberhautzelle ihren ganzen Körper in Hornsubstanz oder wie eine Muskelfaser in contractile Substanz umwandeln können, weil solche einseitige Ausbildung ohne Verkümmerung ihrer übrigen Functionen und ohne Schädigung ihrer zum Leben erforderlichen Gesammtorganisation nicht möglich ist. Sie muss sich daher bei allen Gegenwirkungen gegen die Einflüsse der Aussenwelt und bei allen Veränderungen, die sie erfährt, doch stets in einem Gleichgewicht aller dem Leben dienenden Functionen erhalten. Hierin liegt der einfache Grund, warum sich bei einzeln lebenden Zellen niemals eine Function zur Hauptfunction in der extremen Weise entwickeln kann, wie es bei Pflanzen und Thieren in vielen Geweben (Muskel-, Nerven-, Drüsenzellen etc.) geschieht. Daher sind im Reiche der Einzelligen auch specifischen Zwecken dienende, charakteristische Structuren, wie Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, Stützsubstanzen, höchstens in schwachen Anfängen vorhanden.

Wodurch gewinnt nun aber die einzelne Zelle durch den Verband mit anderen die Möglichkeit zu so weitgehenden Metamorphosen, die sonst überhaupt nicht eintreten können?

Die Beantwortung dieser Frage führt uns auf das „Gesetz der physiologischen Arbeitstheilung".

Das zum Verständniss der organischen Entwicklung ausserordentlich wichtige Gesetz ist von Milne Edwards aufgestellt, von Bronn und Ernst Haeckel weiter durchgeführt, namentlich aber von Herbert Spencer in philosophisch-kritischer Weise am ausführlichsten bearbeitet worden.

Milne Edwards hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass bei der Entwicklung der Organismen, bei der Sonderung des Körpers in Organe und Gewebe sich analoge Processe vollziehen wie bei der Entwicklung der menschlichen Gesellschaft, in welcher mit zunehmender Cultur die sociale Arbeitsleistung eine immer grössere und vollkommenere, zugleich aber auch die mannigfaltige Arbeit in sehr verschiedener Weise auf die einzelnen Individuen vertheilt wird. Daher der Name „Arbeitstheilung", welcher von der menschlichen Gesellschaft auf die analogen Erscheinungen im Organismenreich übertragen worden ist.

### a. Die Arbeitstheilung in der menschlichen Gesellschaft als Vergleichsobject.

Da die Arbeitstheilung in der menschlichen Gesellschaft zur Erläuterung des Processes, mit welchem wir es hier zu thun haben, besonders geeignet ist, wollen wir zuerst ihr Wesen kurz aus einander setzen.

Als isolirtes Wesen nach Art eines Robinson muss der Mensch in seinem Verkehr mit der Natur durch Ausübung der verschiedensten Thätigkeiten für alle Bedürfnisse des Lebens selbst sorgen, muss sich aus eigener Kraft in dieser oder jener Weise Nahrung, Kleidung und Schutz verschaffen. Er gleicht einer einzeln lebenden Zelle, die auch,

um erhaltungsfähig zu bleiben, stets nach vielen Richtungen functioniren muss.

Aus diesem niederen, thierähnlichen Zustand hat sich der Mensch zu höheren Stufen der Cultur erst als Glied einer menschlichen Gemeinschaft erheben können; durch den Verband mit Anderen wachsen ihm gewissermaassen neue Fähigkeiten zu, werden seine Anlagen zu viel grösserer Vollkommenheit in überraschender Weise entwickelt. Denn besser als es der Einzelne vermag, kann eine sociale Gemeinschaft die Natur zu ihrem Vortheil ausnutzen. Auf Grund der in ihr sich ausbildenden Gegenseitigkeit wird jetzt der Einzelne in die Lage versetzt, seine Arbeitskraft in einer bestimmten Richtung, wie es zuvor nicht möglich war, zu concentriren und durch die häufige Ausübung derselben Thätigkeit eine grössere Fertigkeit in ihr zu erlangen; er kann so ohne grössere Mühe in einer Richtung mehr und vollkommenere Arbeit leisten, von dem für ihn daraus erwachsenden Ueberschuss an Andere abgeben und von ihnen dafür Gegenwerthe in anderer, von ihm selbst nicht verrichteter Arbeit entgegen nehmen.

Je mehr die Arbeitstheilung in verschiedenen Richtungen Platz greift, und je mehr sich ein innigeres auf sie basirtes Gegenseitigkeitsverhältniss der Einzelnen unter einander entwickelt, um so mehr wird die Lebenshaltung innerhalb der ganzen Gemeinschaft auf eine höhere Stufe gehoben; ein um so höherer Grad von Cultur wird erreicht.

Zur Entwicklung einer grösseren Arbeitstheilung ist indessen noch erforderlich, dass die menschliche Gemeinschaft nach dem von uns oben aufgestellten ersten Gesetz (S. 76) zu der umgebenden Natur in festere und gleichbleibende Beziehungen tritt. Denn erst in dieser Weise kann die Aussenwelt auf die einzelnen Glieder der Gemeinschaft die verschiedenen differenzirenden Wirkungen ausüben, wie dies früher schon für die Zelle nachgewiesen wurde.

Bei einem Nomaden- und Jägervolk, welches seinen Wohnplatz häufig wechselt und sich dadurch in immer wechselnden Beziehungen zur umgebenden Natur befindet, ist keine Gelegenheit zu einer tiefer greifenden Arbeitstheilung gegeben. Eine solche bildet sich dagegen Schritt für Schritt aus, sowie ein Volksstamm sesshaft geworden ist und anfängt, die verschiedenartigen Gelegenheiten zum Nahrungserwerb und zur Lebenserhaltung auszunutzen, welche ihm die umgebende Natur mit ihren reichen Schätzen darbietet. Je nach dem Orte seiner Ansiedelung beginnt der eine den Boden zu cultiviren, um von ihm mehr Früchte zu beziehen, der Andere treibt Thierzucht, ein Dritter, am Fluss- oder Seeufer angesiedelt, übt Fischfang, ein Vierter die Jagd. Bald tritt der Stand der Händler hinzu, um die Früchte der Culturarbeit zwischen den einzelnen, über ein grösseres Landgebiet zerstreuten Genossen eines Stammes auszutauschen. Mit der Entwicklung des Handels bilden sich allmählich auch Handelsplätze und Märkte, Handelswege und Mittel des Transportes aus. Der Kahn des Fischers wird zum Schiff, das den Handel auch auf grössere Entfernungen vermittelt und fremdartige, durch Umtausch erworbene Producte von weither dem Markte zuführt.

Durch Anpassung an die verschiedenen Erwerbsgelegenheiten, die ein Land darbietet, hat sich die menschliche Gesellschaft schon auf frühen Stufen der Cultur in Ackerbauer, Viehzüchter, in Fischer, Händler, Seefahrer etc., in Land- und Stadtbewohner gegliedert. Mit

der Theilung der Arbeit ist die grössere Ausnutzung der Schätze der umgebenden Natur ermöglicht, durch den Austausch der Arbeitsproducte ein Glied der Gesellschaft vom anderen abhängig, zugleich aber auch die Lebenshaltung, die Art, sich zu ernähren, zu kleiden und zu wohnen, auf eine höhere Stufe gehoben worden. Ferner hat sich an Stelle der Gleichartigkeit einer Nomadenbevölkerung eine verschiedenartige Structur in der Gesellschaft ausgebildet, indem der Ackerbauer, der Viehzüchter, Jäger, Fischer, Händler, Seefahrer etc. sich durch ihre besonderen Lebensgewohnheiten, Fertigkeiten und Charaktereigenthümlichkeiten von einander unterscheiden.

In manchen Fällen scheint der Process, der aus einem Aggregat gleichartiger Theile Ungleichartiges schafft, wenn er einmal eingeleitet ist, unaufhaltsam fortzuschreiten und zu immer neuen Complicationen zu führen. Wie jeder weiss, hat im Lauf der Culturentwicklung die Arbeitstheilung und die mit ihr verbundene Differenzirung der menschlichen Gesellschaft in den Culturstaaten eine ganz wunderbare Ausdehnung und Höhe, wenn auch noch lange nicht ihren Abschluss erreicht. Immer neue Schätze lernt der Mensch der Natur abgewinnen, und jede derartige neue Beziehung, die zur Aussenwelt geknüpft wird, ist ein Mittel zu neuer Arbeitstheilung und Differenzirung und zu weiteren Culturfortschritten.

Wenn in einer Gegend ein ergiebiges Kohlenlager oder Eisenerze oder Gänge von edlen Metallen entdeckt werden, so beginnen ausgedehnte Schichten der Bevölkerung, wie in Schlesien und Westphalen, sich dem Bergbau, der Eisengewinnung und Maschinenfabrication zuzuwenden. Jährlich rufen neue Entdeckungen auf dem Felde der Naturwissenschaften bald diese, bald jene Industrie mit neuen besonderen Arbeitsweisen, chemische, elektrotechnische Fabriken etc. ins Leben.

### b. Die Arbeitstheilung im Zellenaggregat.

Wir sind jetzt in der Lage, die Frage, die wir am Eingang dieser Betrachtung aufwarfen, zu beantworten: Warum die einzelne Zelle erst durch den Verband mit anderen die Möglichkeit zu Metamorphosen gewinnt, die an ihr nicht eintreten können, solange sie ein isolirtes Lebewesen bleibt. Die Erklärung bietet uns auch hier das Gesetz der Arbeitstheilung, welches in einer Gemeinschaft von Zellen sich in ähnlicher Weise geltend macht wie in einer menschlichen Gemeinschaft und ähnliche Erscheinungen wie in dieser hervorruft.

Auch die Zellen treten gewissermaassen in einen Tauschverkehr mit einander; sie können in einseitiger Weise besondere Verrichtungen ausführen, aus denen auch die anderen Theile der Gemeinschaft Nutzen ziehen, wofür sie wieder durch Leistungen der übrigen Zellen in dieser und jener Weise gleichsam entschädigt werden. Denn vermittelst der anatomisch-physiologischen Grundlagen, die im vierten Capitel erörtert wurden, übt jede Zelle im Aggregat auf die anderen bald stärker, bald schwächer, bald in dieser, bald in jener Weise je nach Lage und Entfernung Wirkungen aus.

Als Theile einer höheren Lebenseinheit können sich die Zellen in ihren Functionen ergänzen, indem die eine Zelle eine Function mit

übernimmt, welche bei einer anderen verkümmert ist. In Folge dieser Wechselbeziehungen können sich jetzt auch differenzirende Wirkungen der Umgebung an einzelnen Zellen und Zellengruppen geltend machen, die nicht möglich wären, wenn die Zelle zur Erhaltung ihres Lebens in der vielseitigen Weise wie ein isolirtes Lebewesen functioniren müsste. Auch die Zelle wird erst als Glied einer Gemeinschaft in die Lage versetzt, unter den Einflüssen der Aussenwelt sich in einer Hauptrichtung einseitig zu entwickeln, eine Hauptfunction oft bis zum Extrem nebst einer ihr entsprechenden specifischen Structur auszubilden, unter theilweiser Verkümmerung anderer zum Leben erforderlicher Functionen, für deren Ausfall dann Ersatz durch andere Zellen geschaffen wird.

Für diese wichtige Wahrheit bietet uns die Pflanzenzelle mit ihrem Chlorophyllapparat ein sehr lehrreiches und leicht verständliches Beispiel, das schon oben (S. 79) kurz erwähnt wurde und jetzt noch weiter ausgeführt werden soll. Für die Ernährung einer Pflanze ist es unbedingt nothwendig, dass sie Chlorophyll besitzt, und zwar in einer Lage, in welcher es vom Licht getroffen werden kann. Denn nur unter diesen Bedingungen kann die Pflanzenzelle die Kohlensäure der Luft zersetzen und zum Aufbau von Kohlenhydraten verwenden. Eine einzellige Pflanze darf daher, wenn wir von einigen Gruppen von Schmarotzern absehen, ihren Chlorophyllapparat nicht verlieren und kann nur unter Bedingungen existiren, unter denen er functioniren kann, wozu der Einfluss des Lichtes gehört. In einer Zellengemeinschaft dagegen kann ein Theil der Zellen ohne Schaden das Chlorophyll verlieren, wenn nur ein anderer Theil es behält und für die Ernährung der ersteren durch fertiggebildete Kohlenhydrate sorgt. Die von Chlorophyll frei gewordenen Zellen können daher auch unter Bedingungen leben, wo das Licht fehlt, und wo die einzelne Pflanzenzelle absterben muss. Bei den meisten höheren Pflanzen ist denn auch als Folge äusserer Einwirkungen eine Sonderung in chlorophyllhaltige und chlorophyllfreie Zellen erfolgt, indem ein Theil von ihnen in Lagen gekommen ist, wo er nicht mehr vom Sonnenlicht getroffen werden kann.

Auf diese Weise lassen sich als das Resultat einer durch äussere Einwirkungen hervorgerufenen Arbeitstheilung zwei tief eingreifende und wichtige Sonderungsprocesse verstehen, die bei den meisten Pflanzen während ihrer Entwicklung eintreten. Der eine Process ist die Sonderung in oberirdische, grüne und unterirdische, chlorophyllfreie Organe. Wurzeln haben in den Erdboden eindringen und unter Verlust des Chlorophylls im Dunkeln existiren können, weil sie mit den Nahrungsstoffen, die sie selbst zu bilden ausser Stande sind, von den oberirdischen, grünen Zellen versorgt werden. Aber auch diese sind wegen ihrer räumlichen Trennung vom Boden, um gedeihen zu können, wieder in anderer Beziehung auf die Wurzelzellen angewiesen, von welchen sie Wasser und Salze zugeführt erhalten.

Der zweite Gegensatz hat sich an oberirdischen Pflanzenorganen, überall da, wo sie eine beträchtlichere Dicke erreichen, aus gleichen Ursachen wie oben ausgebildet. Nur an der Oberfläche sind die Zellen, soweit als der Lichtstrahl mit einer gewissen Stärke noch in die Tiefe wirken kann, grün geblieben, im Innern des Stammes und dickerer Aeste dagegen haben sie wieder ihr Chlorophyll verloren und müssen daher von den ersteren mit ernährt werden. Selbst an

den Blättern, welche doch dem Assimilationsprocess in allererster Linie dienen, tritt der durch das Licht direct veranlasste histologische Gegensatz zwischen Aeusserem und Innerem auf, wenn sie eine erheblichere Dicke erreichen, wie bei den Sedumarten und den Cacteen. Nur bis zu einer gewissen Tiefe sind die Zellen des Blattes grün, werden dann immer chlorophyllärmer und schliesslich ganz farblos wie in den Wurzeln, da in das Innere des Blattes das Licht nur sehr stark abgeschwächt eindringt.

Noch in vielen anderen Beziehungen gestattet der Process der Arbeitstheilung und der mit ihr zusammenhängenden Differenzirung Parallelen zwischen der Organisation der menschlichen Gesellschaft und der Zellengemeinschaften zu ziehen. Wie in den am meisten vorgeschrittenen Culturstaaten die Arbeitstheilung schliesslich eine unendlich mannichfaltige und kaum noch zu übersehende geworden ist und noch weiterer Complicationen fähig ist, so hat sie auch im Körper der höheren Thiere eine ganz erstaunliche Verschiedenartigkeit von Functionen hervorgerufen.

Manche Zellen sind besonders reizempfindlich geworden, entweder gegen Licht, oder gegen Schall, oder mechanische Berührung, oder gegen Wärme, oder gegen chemische Stoffe in gasförmigem oder in flüssigem Zustand. Andere zeichnen sich durch das Vermögen aus, ihre Form durch Zusammenziehung zu verändern; wieder andere scheiden Verdauungssäfte entweder dieser oder jener Art ab, Säfte zur Verdauung von Kohlenhydraten, von Eiweisskörpern oder von Fett, andere dienen zum Schutz, andere zur Stütze, wieder andere zum Transport der Nahrungssäfte, andere zur Fortpflanzung etc.

Ferner haben die einzelnen Zellen und Zellengruppen nach unserem oben (Seite 78) aufgestellten Princip, entsprechend der Sonderung ihrer Functionen, auch entsprechende Structuren erhalten, durch welche sie die besondere Arbeit verrichten, und welche wir daher als ihre besonderen Arbeitsmittel bezeichnen können. Die Arbeitstheilung hat somit zur Differenzirung in verschiedene Arten von Sinnes- und Nervenzellen, in Muskelzellen, in Drüsenzellen, welche wieder Speichel-, Schleim-, Leber-, Pancreas-, Talg-, Milch-, Nierenzellen etc. sein können, in Zellen der zahlreichen Stützsubstanzen (Gallerte, Knorpel, Knochen), in Gefässzellen, Fortpflanzungszellen etc. geführt. Meist liegen gleichfunctionirende Zellen im Körper in Gruppen beisammen, wie Menschen gleicher Arbeitsrichtung zu Ständen und Berufsgenossenschaften verbunden sind. Wir bezeichnen dann solche als ein Gewebe (Partes similares). In diesem Sinne sprechen wir von einem Muskel-, Nerven-, Binde-, Epithelgewebe etc.

Auch der Mensch bildet sich gleich der Zelle bei dem Process der Arbeitstheilung seine besonderen Arbeitsmittel und Werkzeuge, freilich zum Theil in einer principiell anderen Weise. Während die Zelle in und aus ihrer eigenen Leibessubstanz sich für besondere Arbeitszwecke geeignete Structuren schafft, Muskel- und Nervenfibrillen, Bindegewebsfasern und die chemisch verschiedenen Arten der Stützsubstanzen etc., erwirbt zwar auch der Mensch sich besondere, für eine Arbeitsleistung erforderliche Fertigkeiten; die eigentlichen Arbeitsmaschinen und Werkzeuge aber lernt er der äusseren Natur abgewinnen, indem er sie sich aus Eisen und Glas und anderen unorganischen Stoffen oder aus Holz und anderen Mitteln, welche ihm auch die organische Natur liefert, künstlich herstellt. Telegraphen-

und Telephondrähte werden zu den Nerven des gesellschaftlichen Organismus, welche alle Theile desselben auf weiteste Entfernungen hin in unmittelbarsten und raschesten Zusammenhang bringen. Den Saftbahnen der Pflanzen und den Blutgefässen der Thiere entsprechend bildet er sich seine besonderen Transportwege für den Nahrungs- und Güteraustausch aus, schiffbare Canäle, Fahrwege, Dampf- und elektrische Bahnen. Zahllos sind die Maschinen, Werkzeuge und Instrumente, welche zur Ausführung besonderer Functionen der Gesellschaft dienen, zur fabrikmässigen Erzeugung unzähliger Gebrauchsartikel, als Waffen zum Schutz, als Hilfsmittel systematischer wissenschaftlicher Durchforschung der Natur.

### 3. Drittes Gesetz. Entsprechend dem Grad ihrer Differenzirung wird die einzelne Zelle zu einem unselbständigen und abhängigen Theil einer übergeordneten Lebenseinheit. (Gesetz der physiologischen Integration.)

Bei der Besprechung des Gesetzes der physiologischen Arbeitstheilung haben wir zum Schluss noch auf ein sehr wichtiges Verhältniss einzugehen, welches Herbert Spencer als die physiologische Integration bezeichnet. In demselben Maasse nämlich, als in einer Lebensgemeinschaft ein Theil eine besondere Leistung übernimmt und dementsprechend differenzirt wird, tritt er in immer festere Abhängigkeit zu den anderen Theilen oder zum Ganzen; er wird ihm subordinirt oder integrirt; das heisst: er wird als wesentlicher Theil in ein höheres Ganzes, in einen Organismus höherer Ordnung eingefügt, wodurch er in demselben Maasse seine Selbständigkeit und unabhängige Existenzfähigkeit verliert.

Der Process der Arbeitstheilung, der zur Sonderung der Functionen führt, findet so seine naturgemässe und nothwendige Ergänzung in dem entgegengesetzten und ebenso wichtigen Process der Integration, durch welche wieder die differenzirten und gesonderten Theile zu einer untrennbaren höheren und vollkommeneren Lebenseinheit zusammengefasst werden.

Auch in dieser Beziehung bietet sich uns eine lehrreiche Parallele zwischen den Erscheinungen der menschlichen Gesellschaft und eines Zellenstaates dar. In wie hohem Maasse ist jeder Einzelne von uns in seiner Lebenshaltung von dem Mitwirken unzähliger Anderer und von der gedeihlichen Entwicklung des ganzen Staatengebildes abhängig, in seiner Ernährung, seiner persönlichen Sicherheit, in seiner Ausbildung, seiner Berufsthätigkeit? Wie werden ihm Störungen, die irgendwo im socialen Organismus eintreten, eine Handelskrise, eine Arbeitseinstellung, eine grössere Verkehrshemmung, sociale und politische Streitfälle, in irgend einer Beziehung fühlbar? „Während auf den frühesten Stufen gesellschaftlicher Entwicklung," bemerkt Herbert Spencer, „sich jede kleine Gruppe der Bevölkerung, ja oft jede einzelne Familie ihre eigenen Lebensbedürfnisse verschaffte, existirt jetzt für jedes Lebensbedürfniss und für jeden Luxusgegenstand ein verwickelter Apparat von Gross- und Kleinhändlern, welcher durch seine verzweigten Canäle die Gegenstände in das Bereich Aller bringt. Während jeder einzelne Bürger ein Geschäft treibt, welches keineswegs unmittelbar auf die Befriedigung seiner persönlichen Bedürfnisse

abzielt, werden doch diese persönlichen Bedürfnisse befriedigt durch eine allgemeine Thätigkeit, welche von allen Seiten her die erforderlichen Dinge für ihn und seine Mitbürger herbeischafft, — eine Thätigkeit, welche ihre eigenthümlichen Obliegenheiten nicht auch nur für wenige Tage ausser Acht lassen könnte, ohne sich selbst und die Thätigkeit der meisten anderen Menschen in Frage zu stellen."

So ist bei genauerer Prüfung im Culturstaat der Einzelne trotz seiner scheinbaren Freiheit und eines eingebildeten Gefühls der Unabhängigkeit in Wirklichkeit zu einem sehr abhängigen Gliede eines übergeordneten, socialen Organismus geworden.

In derselben Weise bildet sich im Zellenstaat, dem Grad der physiologischen Arbeitstheilung entsprechend, ein geringerer oder höherer Grad von Integration aus. Bei niederen Pflanzen und Thieren, z. B. bei Moosen und Hydroidpolypen, bei welchen die Zellen in geringerem Maasse in Gewebe und Organe geordnet sind, ist die Abhängigkeit der einzelnen Theile eine entsprechend geringere. Es können daher diese Organismen in Stücke zerlegt werden, von denen jedes auch selbständig weiter zu leben und aus sich das Ganze zu regeneriren vermag.

Je mehr aber, wie bei den höheren Thieren, eine unendlich complicirte Arbeitstheilung, eine Sonderung in viele, sich gegenseitig ergänzende und bedingende Gewebe und Organe eingetreten ist, um so mehr wird jeder Theil dem Ganzen untergeordnet und verliert die Möglichkeit, sich selbst zu erhalten, sowie er vom Ganzen abgetrennt wird. In diesem Fall ist die Selbständigkeit der Zellen als Elementarorganismen so aufgehoben, dass sie nur noch als untergeordnete und in Abhängigkeit vom Ganzen functionirende Theile erscheinen. In ihrer Determination sind sie zu einseitig wirkenden Werkzeugen geworden, die dem höheren Organismus nur in einer durch ihre Structur begrenzten Weise dienen und auf äussere und innere Reize jedesmal nur mit ihrer specifischen Energie antworten. Eine Knochen- und Knorpelzelle kann nur als Stütze dem Ganzen dienen; eine Drüsenzelle reagirt auf die verschiedensten Reize, die sie treffen, durch Absonderung eines Secretes, welches durch ihre besondere stoffliche Organisation bestimmt wird, ebenso die Muskelzelle durch Contraction, die Nervenzelle durch Uebertragung von Reizen.

In Folge der allmählich während der Entwicklung sich immer fester ausbildenden Integration wird die Thätigkeit der Zellen durch Gesetze, die im Bau des Gesammtorganismus liegen, unabänderlich und ohne Frage festgelegt. Denn was geht im Organismus vor, wenn z. B. ein Reiz die Netzhaut trifft und momentan eine energische Bewegung veranlasst? Es wird der Reiz nach Regeln, die von vornherein feststehen, in unzähligen Nervenfibrillen zum Centralorgan und von diesem weiter zu Tausenden von Muskelfasern fortgepflanzt, die sich sofort auf den Reiz verkürzen und ihrerseits wieder ein Bündel von Sehnenfasern in Spannung versetzen, durch welche dann der Zug wieder auf die Knochensubstanz übertragen wird. Nervenfibrillen, Muskelfibrillen, Sehnenfasern, Knochensubstanz sind vom Protoplasma zu besonderen Arbeitsleistungen gebildete Structurtheile. An ihnen spielt sich der durch den Reiz der Retina veranlasste Process ab. Dagegen sind, wenn wir von den Ganglienzellengruppen absehen, die Hunderttausende von Zellen, die als Kerne der Schwann'schen Scheide

den Nervenfibrillen anliegen, oder als Muskelkörperchen in die Primitivbündel, oder als Sehnenkörperchen zwischen die Bindegewebsfasern, oder als Knochenkörperchen in die Knochensubstanz eingelagert sind, nicht unmittelbar in irgend einer Weise betheiligt. Offenbar hat hier die einzelne Zelle auf den durch den Reiz hervorgerufenen Enderfolg gar keinen Einfluss, denn dieser hängt lediglich ab von der bereits vorhandenen und zur Action bereiten, gesetzmässigen Anordnungsweise von Structurtheilen, welche in der Entwicklung des ganzen Organismus begründet ist, und welche auch in ihrem leistungsfähigen Zustand vom Ganzen aus erhalten wird.

Natürlich ist hiermit nicht gesagt, dass die Kerne der Schwann'schen Scheide, die Muskel-, Sehnen- und Knochenkörperchen für die zu ihnen gehörigen Protoplasmaproducte etwas Ueberflüssiges seien. Vielmehr erhalten sie durch die nutritiven Processe, die sich in ihnen abspielen, die einzelnen Stücke des complicirten Apparates in leistungsfähigem Zustand, indem sie die Nerven-, die Muskel-, die Sehnenfibrillen und Knochensubstanz ernähren und, wo es erforderlich ist, auch bei veränderten Verhältnissen in entsprechender Weise gewissermaassen umbauen.

Der vorstehende Gedankengang lässt sich in anderer Weise auch so ausdrücken: Der durch den Reiz der Retina hervorgerufene Enderfolg ist nicht durch einen Compromiss der unzähligen dabei betheiligten Zellindividuen zu Stande gekommen, sondern erklärt sich aus allgemeinen Gesetzen, die in der ganzen Einrichtung des Organismus beruhen, dessen integrirte Theile die aufbauenden Zellen geworden sind. Somit treten in dem höchst differenzirten Organismus bei physiologischen Untersuchungen die Zellen den Eigenschaften des Ganzen gegenüber mehr in den Hintergrund, während man bei morphologischen Untersuchungen mehr geneigt ist, sie als die Elementarorganismen, durch deren Zusammenordnung der zusammengesetztere Organismus erst zu Stande gekommen ist, in den Mittelpunkt jeder Betrachtung zu stellen.

### Ueber die doppelte Stellung der Zelle als Elementarorganismus und als determinirter und integrirter Theil eines übergeordneten, höheren Organismus.

Von den beiden Betrachtungsweisen, welche wir als die physiologische und als die morphologische unterscheiden wollen, ist jede in ihrer Art einseitig, weil die eine zu ausschliesslich das Ganze, die andere den Theil betont; eine jede von ihnen ist daher wissenschaftlich unberechtigt, wenn sie für sich ausschliessliche Gültigkeit beansprucht. Dies führt uns zur Schlichtung einer Streitfrage, welche sich betreffs der Werthung der Zelle durch die Literatur hindurchzieht.

In unseren Augen bedarf das cellulare Princip, durch welches die Zelle als Lebenseinheit, Lebenscentrum, Elementarorganismus oft in unberechtigter Weise über Gebühr hervorgehoben wird, von allgemeineren Gesichtspunkten aus einer Einschränkung und Correctur. Allerdings darf man dabei nicht wieder in den entgegengesetzten Fehler, in ein Verkennen der allgemeinen biologischen Wichtigkeit des Zellenbegriffs, verfallen. Dies scheint mir von Sachs, de Bary, Whitman, Rauber u. A. geschehen zu sein in mehreren interessanten Erörte-

rungen, denen ich, von dem einen Punkte abgesehen, sonst in vielfacher Hinsicht beipflichten kann.

Die genannten Forscher wenden sich gegen die Tragweite und Allgemeingültigkeit der Zellentheorie. Auf ihre Bemerkungen sei hier noch näher eingegangen, damit die Bedeutung der Zelle als einer selbständigen Lebenseinheit und als eines abhängigen Theils von einem Ganzen oder von einer übergeordneten, höheren Lebenseinheit nach allen Richtungen klar gestellt werde.

Der berühmte Pflanzenphysiologe Sachs bezeichnet es als eine gänzlich verfehlte Auffassungsweise, „dass die gesammte Gestaltung und Volumzunahme einer Pflanze aus dem Leben ihrer einzelnen Zellen erklärt werden könne". „Ebenso wie das Wachsthum der ganzen Pflanze und eines ganzen Organs derselben sei auch das ihrer einzelnen Zellen das Resultat allgemeiner Gestaltungsgesetze, welche die organische Materie ganz ebenso wie die unorganische beherrschen." „Die Zellenbildung ist" für Sachs „eine im organischen Leben zwar sehr allgemeine Erscheinung, aber doch nur von secundärer Bedeutung, jedenfalls bloss eine der zahlreichen Aeusserungen des Gestaltungstriebes, der aller Materie, im höchsten Grade aber der organischen Substanz inne wohnt."

Den gleichen Ideengang hat de Bary in den kurzen, prägnanten Satz zusammengefasst: „Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet die Pflanze."

In ähnlicher Weise hat sich in einer interessanten Rede auf dem Zoologencongress, der bei Gelegenheit der Weltausstellung in Chicago tagte, der amerikanische Naturforscher Whitman über „die Unzulänglichkeit der Zellentheorie für die Entwicklungstheorie" ausgesprochen. An Beispielen sucht er darzuthun, dass die Zellenbildung keinen bestimmenden Einfluss (directive influence) auf die Gestaltungsprocesse ausübt. „So spiele sich beim Ei die Zelltheilung vom Anfang bis zu Ende ab, ohne in irgend einem wesentlichen Punkt, möge sie in regelmässiger oder in unregelmässiger Weise verlaufen sein, die Form der Keimscheibe zu modificiren. Das Geheimniss der Organisation, des Wachsthums, der Entwicklung beruhe nicht in der Zellbildung, sondern in noch elementareren Elementen der lebenden Substanz (Idiosomes). In ihnen habe jedes Wachsthum (Assimilation, Reproduction und Regeneration) seinen Sitz. Sie setzen jede lebende Substanz zusammen, seien die Träger der Erblichkeit und die wahren Bildner der Organismen. Ihre Action sei nicht durch Zellgrenzen beschränkt."

Was diese Elemente sind, und wie sie die Form der Organismen und ihre Differenzirung bestimmen, nennt Whitman das Problem der Probleme, welches uns allein mehr Licht bringen kann.

„Das Wesen der Organisation," hier stellt sich Whitman ganz auf den Standpunkt von Sachs, „kann nicht mehr in der Zahl der Zellkerne, als in der Zahl der Zellen liegen. Die Structur, welche wir in der Zellenmosaik erblicken, ist etwas zur Organisation noch Hinzugefügtes, nicht selbst der Grund der Organisation. Vergleichende Entwicklungsgeschichte belehrt uns auf Schritt und Tritt, dass der Organismus die Zellenbildung beherrscht, indem er für den gleichen Zweck eine, einige oder viele Zellen gebraucht, das Zellenmaterial zusammenhäuft und seine Bewegungen leitet und seine Organe formt,

als ob die Zellen nicht existirten, oder als ob sie nur so zu sagen in völliger Subordination unter seinen Willen existirten."

Aehnliche Anschauungen hat schon vor WHITMAN in etwas anderer Weise RAUBER in seinen „neuen Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle" entwickelt. Den Zelltheoretikern, welche bei ihren Untersuchungen die Zelle in den Vordergrund stellen und aus ihrer Vereinigung den zusammengesetzten Organismus erklären wollen, hält er die These entgegen: „Das Ganze bestimme die Theile, und nicht umgekehrt. Denn der fertige Organismus sei nichts Anderes als das in gesetzmässiger Weise gewachsene und zerlegte Ei. Die Bestimmung der Art des Wachsthums sei im Ei enthalten, ebenso die Bestimmung seiner Zerlegung. Das Ei sei also das Ganze im jugendlichsten Zustand."

Auch RAUBER nennt, wie SACHS, „den werdenden Organismus einen nach bestimmten Richtungen im Wachsthum sich ausdehnenden, nach verschiedenen Ausdehnungen des Raumes sich zerklüftenden, in gesetzmässiger Weise chemisch und histologisch sich gliedernden Protoplasmakörper".

Einseitig erfasst, ist weder der extrem cellulare Standpunkt, noch die in den Aussprüchen von SACHS, WHITMAN und RAUBER vertretene Auffassung ganz zustreffend und das Verhältniss erschöpfend. Denn so verkehrt es ist, wenn man über der Beschäftigung mit den Zellen die Bedeutung des Ganzen, von welchem doch der Bestand und die Wirkungsweise der einzelnen Zelle abhängig ist, übersehen wollte, so wäre es nicht minder verfehlt, wenn man die Wirkungsweise des Ganzen erklären wollte, ohne dabei auf die Zusammensetzung aus Theilen in gebührender Weise Rücksicht zu nehmen. Das Ganze und die Theile gehören eben zusammen; „sie sind," wie KUNO FISCHER vom allgemein philosophischen Standpunkt bemerkt, „ebenso wesentlich unterschieden als auf einander bezogen. Keiner der beiden Begriffe kann ohne den andern gedacht werden. Das Ganze ist nur Ganzes in Rücksicht auf die Theile, in deren Verbindung es besteht. Die Theile sind nur Theile in Rücksicht auf ein Ganzes, zu dem sie sich als Theile verhalten. So fordert jeder der beiden Begriffe den andern als nothwendige Bedingung."

Nach meiner Meinung sind daher die Schlagworte: „die Pflanze bildet Zellen" oder „die Zelle bildet die Pflanze" keine sich ausschliessenden Antithesen. Man kann beide Redewendungen gebrauchen, wenn man nur das Verhältniss, in welchem die Zelle als der Theil und die Pflanze als das Ganze zu einander stehen, in der richtigen Weise erfasst. Denn hierauf kommt es für das Verständniss der pflanzlichen und der thierischen Organisation allein an.

## Zusatz zu Seite 77.

Das dritte Capitel seiner Principien der Biologie beginnt HERBERT SPENCER mit der Aufwerfung der Frage: „Ist die Structur die Ursache der Function, oder die Function die Ursache der Structur? — Das ist eine Frage, über welche viel hin und her gestritten worden ist."

SPENCER „hält es nicht für leicht, die Frage zu beantworten, da wir gewöhnlich beide (Structur und Function) so innig mit einander verbunden finden, dass Keines ohne das Andere möglich zu sein scheint; und allgemein scheinen sie auch gleichzeitig zuzunehmen und abzunehmen".

Nach meiner Meinung ist die aufgeworfene Frage einfach dahin zu beantworten, dass weder die eine, noch die andere der beiden gestellten Alternativen das Richtige trifft. Denn weder ist die Structur die Ursache der Function, noch die Function die Ursache der Structur. Vielmehr sind Structur und Function zusammengehörige und sich ergänzende Begriffe, wie Stoff und Kraft, von denen auch der eine ohne den andern nicht gedacht und der eine nicht die Ursache des andern sein kann. Wie jeder Veränderung des Stoffes nothwendiger Weise stets auch eine Veränderung seiner Kraft entspricht, so muss jeder Veränderung in einer Structur auch eine Veränderung in der Function parallel gehen. Wie eine gegebene Stoffeinheit mit ihrer Kraft, so kann sich eine bestimmte Structur mit der ihr entsprechenden Function nur durch Einwirkungen von aussen, durch äussere Ursachen, verändern. Ganz richtig bemerkt auch H. Spencer an anderer Stelle (S. 182), „es müsse nothwendig ein vollständiger Parallelismus zwischen der Entwicklung der Structur und der Entwicklung der Function bestehen. Wenn die Structur von dem Einfachen und Allgemeinen zum Complicirten und Besonderen fortschreitet, so müsse für die Function dasselbe gelten".

Dieselben Einwürfe sind zu erheben, wenn Jul. Wolff „die Function als das einzig und allein formbildende Element" bezeichnet.

## Literatur zu Capitel VII.

### Erster Abschnitt.


1) **Haacke.** *Lehrbuch der Entwicklungsmechanik. 1897.*
2) **Curt Herbst.** *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. Bd. XIV u. XV. 1894. 1895. Mit einem ausführlichen Literaturverzeichniss.*
3) **Hermann.** *Handbuch der Physiologie Bd. II 1 S. 8—10, II 2 S. 207.*
4) **Johannes Müller.** *Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. II. Coblenz 1840.*
5) **Wilhelm Roux.** *Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre. Leipzig 1881.*
6) **Julius Sachs.** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Vorlesung 34. 1882.*
7) **Herbert Spencer.** *Die Principien der Biologie. Bd. I u. II S. 166—182. 1876.*


### Zweiter Abschnitt.


1) **Bronn.** *Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere. S. 161—409. 1858.*
2) **Haeckel.** *Generelle Morphologie Bd. II S. 249.*
3) **Milne Edwards.** *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée etc. T. I. 1857.*
4) *Derselbe. Introduction à la zoologie générale. Paris 1851.*


### Dritter Abschnitt.


1) **De Bary.** *Botanische Zeitung 1879 S. 222.*
2) **Oscar Hertwig.** *Die Tragweite der Zellentheorie. Die Aula, Wochenbl. f. d. akad. Welt, I. Jahrg. 1895 Heft 2 u. 3.*
3) **Rauber.** *Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1883.*
4) **Whitman.** *The inadequacy of the cell theory of developpement. Wood's Holl. Biolog. Lectures 1893.*

# ACHTES CAPITEL.

## Die Theorie der Biogenesis.

### I. Die äusseren Factoren der organischen Entwicklung.

Im vorausgegangenen Capitel wurden in mehr theoretischer Weise die allgemeinen Grundsätze aufgestellt, von denen aus sich die Differenzirung gleichartiger Zellen in verschiedene Gewebe und Organe begreifen lässt. Ihre Tragweite im Einzelnen zu prüfen und zu erläutern, sowie das empirische Beweismaterial für ihre Gültigkeit herbeizuschaffen, wird die Aufgabe der folgenden Capitel sein. Sie handeln theils von den äusseren, theils von den inneren Factoren, durch welche Zellenaggregate zu Sonderungsprocessen veranlasst werden. Die Beispiele sind theils dem Pflanzen-, theils dem Thierreich entnommen und aus der schon ziemlich umfangreichen, aber sehr zerstreuten Literatur so ausgewählt, dass sie uns ein ungefähres Bild geben von der ungeheuren Mannigfaltigkeit aller Factoren, welche für die Umformung der Zellen und für die Bildung von Geweben und Organen in Betracht kommen.

In Folge seines beständigen Verkehrs mit der Aussenwelt, auf welchem der Lebensprocess beruht, muss sich der Organismus unzähligen Bedingungen anpassen. Schwerkraft und mechanische Kräfte wie Zug und Druck, Licht und Wärme und alle die zahllosen chemischen Kräfte, welche in den Stoffen der Luft, des Wassers und der Erde wirksam sind, üben ihren Einfluss auf ihn aus und beherrschen seine Gestaltbildung.

Nur in seltenen Fällen lässt sich die Wirksamkeit eines einzelnen Factors rein für sich erkennen. Meist handelt es sich um *complicirte Factoren, unter deren Einfluss sich der Organismus befindet.*

Endlich sind neben den Einwirkungen der unbelebten Natur auch noch solche zu erwähnen, welche dadurch entstehen, dass zwei Organismen mit ihren etwas verschiedenen Lebensprocessen in Beziehung zu einander treten. Hierher gehören die Verbindungen zweier oder mehrerer Organismen durch Pfropfung, die Erscheinungen der Bastardbefruchtung, die Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus, die Telegonie und endlich das Zusammenleben

artverschiedener Zellen theils in normal physiologischen Symbiosen, theils in pathologischen Organisationen wie in den krankhaften Geschwülsten.

Wir werden die hier angeführten verschiedenartigen Einwirkungen der Aussenwelt im Einzelnen der Reihe nach genauer besprechen und mit der Schwerkraft beginnen.

### 1. Die Schwerkraft.

Die Gravitation ist die allgemeinste Naturkraft, unter deren Einfluss sich jeder Körper fortwährend befindet, und welcher sich keiner entziehen kann. Unorganische wie organische Körper sind jeder Zeit bestrebt, sich ihrer Schwere nach im Raume zu orientiren, und wo die Orientirung unterbleibt, hängt es jedesmal von besonderen Bedingungen ab, welche ihren Eintritt unmöglich gemacht haben. So kann man durch Stützen oder durch magnetische Kraft etc. oder durch Reibung verhindern, dass ein Körper die seiner Schwere entsprechende Lage im Raume einnimmt. Aber „aufheben" kann Niemand die Wirkung der Schwerkraft, welche, allgegenwärtig, nur in ihrer momentanen Aeusserung gehindert werden kann.

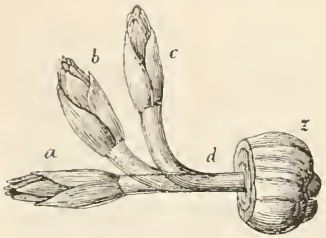



Fig. 32.

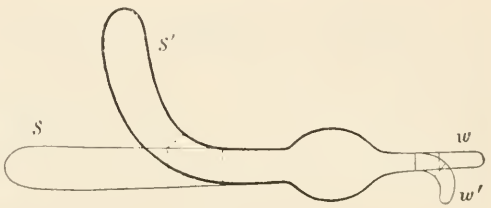



Fig. 33.

**Fig. 32. Austreibender Blüthenspross der Kaiserkrone (Fritillaria imperialis).** Nach Sachs.

Der obere Theil der Zwiebel *Z* ist ringsum weggeschnitten, um den unteren Theil des Schaftes *d* freizulegen. Dann wurde die Pflanze horizontal gelegt, und nach etwa 20 Stunden erhob sich der Anfangs gerade Spross *a* durch *b* in die Lage *c*.

**Fig. 33.** Schema für die geotropische Auf- und Abwärtskrümmung. Nach Sachs. *s s'* Spross. *w w'* Wurzel.

Im Bau der Pflanzen und Thiere lässt sich der Einfluss der Gravitation daher auch in vielfacher Beziehung nachweisen, besonders deutlich bei den ersteren.

Wie Sachs auf Grund ausgedehnter Untersuchungen bemerkt, „besitzen die Pflanzen eine Empfindlichkeit, man möchte fast sagen eine Wahrnehmung davon, unter welchem Winkel ihre Organe von der Verticalen ihres Standortes geschnitten werden. Sie sind empfindlich für die Richtung, unter welcher die Gravitation auf jedes ihrer Organe einwirkt, und zwar unabhängig von dem Gewicht und etwaigen Druck. Sie besitzen für die Schwere eine Empfindung, wie wir für das Licht und für die Wärme, während uns eine unmittelbare Wahrnehmung der Gravitation völlig abgeht, denn wir selbst nehmen diese nur durch die Wirkungen des Gewichtes und des Druckes wahr."

Man kann sich von dieser Eigenschaft der Pflanzen durch ein sehr einfaches Experiment überzeugen. Man braucht nur einen

Blumentopf, in welchem sich eine in lebhaftem Wachsthum begriffene Pflanze befindet, umzulegen, so dass jetzt ihr Stamm aus der verticalen in eine horizontale Lage gebracht ist (Fig. 32 u. 33). Nach kurzer Zeit bemerkt man, wie die noch wachsenden Pflanzentheile wieder in die ihnen naturgemässe Richtung zum Erdradius zu kommen suchen, während die schon ausgewachsenen und verholzten Theile die ihnen aufgedrungene Lage beibehalten. Die Sprossachse (*a*) beginnt, wie die nebenstehende Figur zeigt, nach einiger Zeit sich nach oben (*b* u. *c*) zu krümmen und in der Krümmung so lange fortzufahren, bis ihre Wachsthumsrichtung wieder mit der Verticalen zusammenfällt. In entgegengesetzter Richtung krümmt sich die Spitze der Hauptwurzel nach abwärts (Fig. 33) und nimmt so allmählich auch wieder ihre ursprüngliche Lage und Wachsthumsrichtung ein. Man nennt die Reaction der Pflanze, vermöge deren sie die Lage ihrer Theile immer in der Richtung des Erdradius zu orientiren bestrebt ist, den Geotropismus. In den geotropischen Erscheinungen erblickt Sachs „Reizwirkungen, dadurch veranlasst, dass die Organe jede Lageveränderung gegen die Richtung der Gravitation empfinden und dadurch zu Bewegungen veranlasst werden, welche erst dann aufhören, wenn sie ihre ursprüngliche Richtung wieder erlangt haben". In dem senkrechten Wuchs eines Kornhalms oder eines Baumschaftes wie der Tanne gibt sich die richtende Wirkung der Gravitation zu erkennen; dadurch gewinnen die Pflanzen eine statische Gleichgewichtslage, eine lothrecht aufgebaute Achse, um welche dann wieder die horizontal oder schräg aus ihr hervorwachsenden Seitensprosse proportional angeordnet sind.

Auch in der inneren Structur der Pflanzen hat der beständige Einfluss der Schwerkraft bis zu einem gewissen Grade einen polaren Gegensatz hervorgerufen, auf welchen Vöchting aufmerksam gemacht hat.

Bei sehr vielen Pflanzen, wie bei Weiden und Pappeln, kann man jeden beliebigen Zweig durch Querschnitte in viele einzelne Theilstücke zerlegen, von denen jedes als Steckling, unter günstige Bedingungen gebracht, wieder zu einer vollständigen Pflanze auszuwachsen im Stande ist. Das Gelingen derartiger Experimente ist aber an die Bedingung geknüpft, dass jeder Steckling in richtiger Weise zur Schwerkraft orientirt ist. An jedem Theilstück sind nämlich die Schnittflächen der beiden Enden einander nicht gleichwerthig, sondern zeigen gewissermaassen denselben polaren Gegensatz zu einander ausgeprägt, welchen man an der ganzen Pflanze zwischen dem zenithwärts und erdwärts wachsenden Ende, zwischen Sprossspitze und Wurzelspitze findet. Vöchting bezeichnet daher auch die der Spitze zugewendete Schnittfläche als seine Spitze und das entgegengesetzte Ende als seine Basis. Ein Zweig, den man in viele Stücke quer durchschneidet, verhält sich ähnlich wie ein Magnet, den man in Stücke bricht, von denen jedes ebenfalls einen Nordpol und einen Südpol unterscheiden lässt.

Der polare Gegensatz an einem beliebig herausgeschnittenen Stück eines Zweiges gibt sich bei der weiteren Entwicklung darin zu erkennen, dass an seiner Basis, mag sie erdwärts oder zenithwärts gerichtet sein, die Knospen sich zu Wurzeln umbilden, während an der Spitze sich die Augen zu Trieben entwickeln

Das Experiment stellt man in der Weise an, dass man entweder die Basis in die feucht gehaltene Erde eines Blumentopfes mehrere Centimeter tief einsenkt und mit einer darüber gestülpten Glasglocke bedeckt oder dass man das Stück in einem Glashafen, dessen Atmosphäre feucht gehalten wird, mit seiner Basis nach abwärts gekehrt, aufhängt.

Wäre das Theilstück seiner Länge nach gleichartig organisirt, so dass die beiden Schnittenden sich nicht von einander unterschieden, so müssten an der Spitze des Stückes, wenn sie nach abwärts gekehrt würde, unter dem Einfluss der Schwerkraft Wurzeln und an der Basis Sprosse entstehen. Da dies nicht geschieht, so muss man folgern, dass dem entwickelten Pflanzentheile durch den beständigen Einfluss der Schwerkraft eine polare Organisation aufgeprägt worden ist, die sich dann darin kund gibt, dass auch an den verkehrt orientirten Enden Wurzeln statt Sprosse an der Basis und Sprosse anstatt Wurzeln an der Spitze zum Vorschein kommen.

Allerdings macht sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung ein wichtiger Unterschied zwischen richtig orientirten und umgekehrten Stücken bemerkbar. Erstere gedeihen, treiben an der Basis ein immer kräftiger werdendes Wurzelwerk und an der Spitze Laubsprosse. Die umgekehrten Stücke dagegen gehen nach kürzerer oder längerer Zeit zu Grunde.

„Ein Schwarzwerden und Eintrocknen der Rinde an der Basis zeigt," wie Vöchting beschreibt, „dass dort ein Zersetzungsprocess vor sich geht, der sich dann allmählich mit verschiedener Schnelligkeit an der Spitze hin fortsetzt. Während die jungen Triebe in der Nähe der Spitze noch frisch und grün sind, wird das Laub der weiter nach der Basis hin befindlichen schon gelb und fällt ab, ein Vorgang, dem dann bald das Eintrocknen der entsprechenden Rindenpartie des Mutterzweiges folgt. Dann ergreift der Zersetzungsprocess auch die apicalen Partieen dicht über und in der Erde, und es bleiben endlich nur noch solche Spitzen lebendig, deren Knospen in der Erde aus-, dann über dieselbe gewachsen waren und nun grüne Laubblätter gebildet hatten. — Beim schliesslichen Untersuchen der Zweige stellt sich heraus, dass in fast allen Fällen in der Erde Augen entwickelt, aber vor Erreichung der Oberfläche zu Grunde gegangen waren. In den Fällen, in welchen sie über die Oberfläche gelangt waren, hatten sie in der Erde ihre eigenen Wurzeln gebildet und stellten nun normal aufrecht stehende Pflanzen dar. — Wenn an den Spitzen in der Erde Wurzeln erzeugt waren, so standen sie regelmässig an Zahl, Stärke und Länge weit hinter denen zurück, welche die Basen der aufrecht gesetzten Zweige gebildet hatten. — Von allen diesen Erscheinungen war an den normal aufrecht gesetzten Zweigen Nichts zu sehen. Sie hatten an ihren Basen kräftige Wurzelsysteme, an ihren Spitzen entsprechende Triebe gebildet und standen üppig und gesund zu der Zeit, als die verkehrt gesteckten längst zu Grunde gegangen waren."

Es liegt die Frage nahe, ob eine ähnliche, durch den Einfluss der Schwerkraft bewirkte Polarität der Theile auch bei Thieren beobachtet werden kann. Nach den spärlichen in dieser Richtung angestellten Versuchen lässt sich ein allgemeines Ergebniss noch nicht formuliren.

Bei Tubularia zeigen Stücke eines Zweiges nach später zu besprechenden Experimenten von Loeb wenigstens keine deutlich ausgesprochene Polarität. Basis und Spitze verhalten sich gleichartig, da an jedem Ende, je nachdem es nach abwärts oder nach oben gerichtet ist, Haftwurzeln oder ein Köpfchen regenerirt wird.

Auch Wetzel ist durch seine neuesten Versuche zu dem Ergebniss gelangt, dass der Körper von Hydra keine Polarität, wie sie Vöchting für die Pflanzen annimmt, besitzt. Denn als er an zwei Hydren die basalen Enden wegschnitt, sie mit den Schnittflächen zusammenpfropfte und später bei einem Individuum auch den Kopf entfernte, so entwickelte letzteres jetzt an der Schnittfläche einen Fuss, der durch seine hohen Secretzellen als solcher deutlich gekennzeichnet war.

Dass auch bei Thieren die Schwerkraft auf ihre Organbildung während der Entwicklung einen Einfluss ausübt, lässt sich durch genaueres Studium des Froscheies nachweisen. Da es zu den polar differenzirten Eiern gehört, nimmt es bald nach der Befruchtung im Wasser eine feste Ruhelage nach der ungleichen Schwere der vegetativen und der animalen Hälfte der Kugel ein. Hierbei scheinen schon frühzeitig die Dottersubstanzen zu beiden Seiten einer Symmetrieebene angeordnet zu sein, die, weil sie sich zur Schwere lothrecht einstellt, auch als Gleichgewichtsebene bezeichnet werden kann. Zu ihr werden auf den einzelnen Entwicklungsstadien die sich anlegenden Organe normaler Weise symmetrisch orientirt (Fig. 34); der Urmund legt sich als Halbrinne so an, dass er von ihr in der Mitte halbirt wird; die Verwachsung der Urmundränder erfolgt wieder von vorn nach hinten in der durch sie bezeichneten Richtung; in gleichem Abstand von ihr und von der Urmundnaht erheben sich die Medullarwülste (Fig. 34 *mp*) und verschmelzen wieder in der mit der Symmetrieebene zusammenfallenden Naht des Rückenmarkes. Wenn man durch die verschiedenen Stadien des unter dem Einfluss der Gravitation sich normal entwickelnden Froscheies Schnitte hindurchlegt, durch die Keimblasen, durch die Gastrula, durch Embryonen mit Rückenwülsten etc., so findet man immer die Dottermasse, die Urmundlippen, die ein Gewölbe bildende Decke des Urdarms, die Medullarplatte etc. zur Gleichgewichtsebene des Eies so genau orientirt, dass vollkommen symmetrische Bilder entstehen.

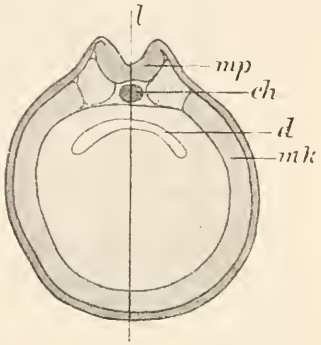



**Fig. 34. Querschnitt durch ein normal symmetrisch entwickeltes Froschei,** bei welchem sich die Medullarwülste (*mp*) in gleichem Abstand von der Gleichgewichts- und Symmetrieebene (*l*) anlegen. *ch* Chorda. *d* Darm. *mk* Mittleres Keimblatt.

Die symmetrische Entwicklung des Eies wird sofort gestört, wenn man durch äussere Eingriffe dem richtenden Einfluss der Schwerkraft entgegenwirkt. Dies geschieht, wenn man das befruchtete Froschei zwischen zwei horizontal oder vertical gestellten, parallelen Glasplatten durch Compression zu einer dicken Scheibe etwas abplattet (Fig. 35). Dem richtenden Einfluss der Schwerkraft wird hierbei entgegengewirkt, einmal weil die

Scheibe nicht mehr so frei nach allen Richtungen wie die Kugel rotiren kann, und zweitens, weil in Folge der Compression die Eioberfläche auch die Reibung an der Eihaut zu überwinden hat. So kann das Ei Tage lang auch in Lagen verharren, in welchen sein Inhalt nicht genau zu einer Symmetrie- und Gleichgewichtsebene orientirt ist. Da in dieser einen Beziehung das die Zellen ordnende Regulativ fehlt, wird häufig die Gestalt des Embryo eine mehr oder minder asymmetrische.

Anstatt besonderer Beschreibung genügt es, auf die Durchschnitte durch vier Froscheier hinzuweisen (Fig. 35), die auf vier verschiedenen Stadien der Entwicklung sich befinden, und deren auffällige Asymmetrie in den angegebenen Entwicklungsbedingungen ihre Erklärung findet.

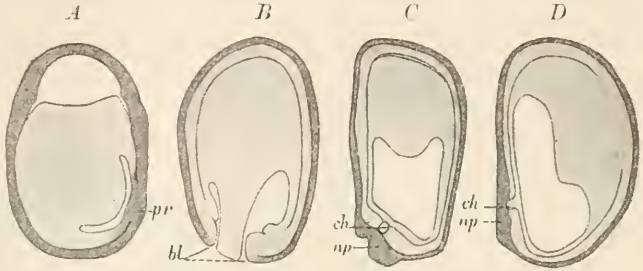



**Fig. 35. Durchschnitte durch Froscheier**, die bald nach der Befruchtung zwischen zwei vertical gestellten Glasplatten gepresst und zu verschiedenen Zeiten in Chromsäure gehärtet wurden.

*A* Ei auf dem Gastrulastadium. *B* u. *C* Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste aufzutreten beginnen. *B* Querschnitt durch den Blastoporus. *C* Querschnitt in einiger Entfernung von demselben durch Medullarplatte und Chorda. *D* Querschnitt durch ein asymmetrisches Froschei mit Medullarplatte und Chorda. *pr* Urmundnaht. *bl* Urmund. *ch* Chorda. *np* Nervenplatte.

Am meisten wird dem richtenden Einfluss der Gravitation entgegengewirkt, wenn man die zwischen horizontalen Platten comprimirten Eier auf dem Stadium der Viertheilung umkehrt. Denn bei dieser Versuchsanordnung kommt die vegetative Hälfte der Scheibe der Schwere entgegen nach oben zu liegen und lässt sich in dieser Lage ein bis zwei Tage erhalten, da die Umdrehung in Folge der Theilung des Eies in vier Stücke, in Folge der Scheibenform und wegen der Reibung gehemmt und mehr oder minder unmöglich gemacht wird. Auf dem Stadium der Keimblase schieben sich allmählich die Dotterzellen mehr nach einem Rande der Scheibe hin und nehmen eine seitenständige Lage ein. Die durch die Gastrulation entstehende Decke des Urdarmes trägt die Urmundöffnung und später die Urmundnaht nicht in der Mitte des Gewölbes, sondern in noch höherem Grade als bei den vorher beschriebenen asymmetrischen Embryonen zur Seite geschoben. Die Urmundnaht erfolgt anstatt in einer geraden in einer mehr oder minder stark gezackten Linie.

Die Resultate der von mir angestellten Experimente konnte ich daher in die beiden Sätze zusammenfassen: „Wenn die Froscheier gezwungen werden, sich in Zwangslage zu entwickeln, sei es, dass sie ihrer Schwere entgegen im Raum umgekehrt orientirt sind, sei es, dass durch Compression zwischen Glasplatten erzeugte Reibungswiderstände die Orientirung nach der Schwere behindern, so ent-

stehen asymmetrische Embryonen mit ungleich entwickelten Körperhälften. Wie bei den Pflanzen übt die Schwerkraft auch bei den Froscheiern einen gewissermaassen richtenden Einfluss auf die Zellen und auf ihre Anordnung zu beiden Seiten einer Symmetrie- und Gleichgewichtsebene aus.

Man kann daher mit SACHS sagen: „Alles, was im Pflanzen- und Thierreich mit den Begriffen Bauch- und Rückenseite, rechte und linke Flanke etc. irgendwie zusammenhängt, trägt den Stempel der Schwerkraft in's Organische übersetzt an sich."

### 2. Die Centrifugalkraft.

In ähnlicher Weise wie die Schwere wirkt die Centrifugalkraft. Für Experimente bietet letztere sogar den Vortheil dar, dass man es in seiner Hand hat, die Kraft beliebig zu variiren. Entweder kann man dem Centrifugalapparat, auf den man den zu untersuchenden Gegenstand bringt, eine verschieden starke Umdrehungsgeschwindigkeit geben, oder man kann den Radius des Kreises, in dessen Peripherie der Gegenstand rotirt, beliebig verlängern oder verkürzen. Wie durch die Gravitation wird auch durch die Centrifugalkraft eine Sonderung der Substanzen von ungleicher Schwere hervorgerufen, indem die schwersten sich am weitesten vom Umdrehungsmittelpunkt entfernen, die leichteren sich proximalwärts anordnen. Wenn die Centrifugalkraft die Wirkung der Gravitation der Erde übertrifft, so muss sie natürlich auch einen stärker sondernden Einfluss auf organische Theile und auf Organismen ausüben, die aus Substanzen von verschiedener Schwere zusammengesetzt sind.

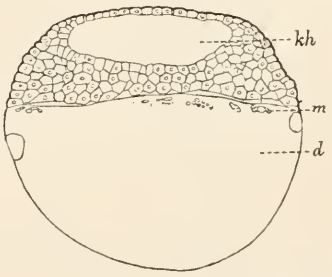



**Fig. 36. Froschei**, durch den Einfluss der Centrifugalkraft während der Entwicklung gesondert in eine Keimscheibe und eine unentwickelt gebliebene Dottermasse mit einem Dottersyncytium.

Von diesem Gesichtspunkt ausgehend, ist es mir gelungen, die ersten Entwicklungsprocesse des Froscheies, dessen Dotterplättchen, Protoplasma und Zellkerne von verschiedener Schwere sind, von Grund aus umzuändern. Bei genügender Stärke der Centrifugalkraft wird im befruchteten Ei der Gegensatz zwischen animaler und vegetativer Eihälfte noch vergrössert. Der Furchungsprocess bleibt mehr und mehr auf die animale Hälfte beschränkt, weil die Kerne als die leichtesten Theile in der Nähe des der Umdrehungsaxe zugekehrten animalen Poles gewissermaassen festgehalten werden. Man kann auf diesem Wege schliesslich das holoblastische Froschei mehr oder minder in einen meroblastischen Typus überführen (Fig. 36). Wenn nach 24 Stunden der Furchungsprocess unter dem Einfluss der Centrifugalkraft genügend weit fortgeschritten ist, findet man das Froschei wie das Ei eines Vogels aus einer kleinzelligen, die Blastulahöhle einschliessenden Keimscheibe und einer ungetheilt gebliebenen grösseren Masse von Nahrungsdotter zusammengesetzt. Beide sind ziemlich scharf mit einer ebenen Fläche gegen einander abgegrenzt. Die Uebereinstimmung geht sogar so weit, dass sich in der subgerminalen Schicht

des Dotters vereinzelte Kerne eingelagert finden. Dadurch ist eine dem Dottersyncytium meroblastischer Eier vergleichbare Schicht entstanden.

Auf Grund derartiger Experimente kann man wohl die Behauptung aufstellen und rechtfertigen, dass, wenn eine der unsrigen entsprechende Lebewelt auf einem vielmals grösseren Planeten, als die Erde ist, existirte, sie unter dem Einfluss einer stärkeren Gravitation in ihrer Organisation vielfach abgeänderte Züge aufweisen müsste. So würden vielleicht die Eier mancher Thierclassen, wie der Amphibien oder der Accipenseriden, die sich bei der von der Erde ausgeübten Gravitation holoblastisch entwickeln, bei einer vielmals stärkeren Gravitationswirkung dem meroblastischen Typus folgen.

### 3. Mechanische Einwirkungen von Zug, Druck und Spannung.

Auf manche Gestaltungsprocesse bei Pflanzen und Thieren, auf die Richtung der Theilebene der Zellen, auf ihre Form und Anordnung, ferner auf die Entstehung der sogenannten mechanischen Gewebe üben Factoren, wie Druck, Zug u. s. w., einen sehr wichtigen Einfluss aus, wenn sie in constanter Richtung während längerer Zeiträume auf Zellenaggregate einwirken. Es liegt hier ein der Experimentirkunst besonders leicht zugängliches Gebiet vor.

#### a. Einwirkung auf sich theilende Zellen.

Es ist nicht schwer, durch Druck und Zug die Form von Eiern und von den Zellen wachsender Gewebe zu verändern und dadurch zugleich auch die Richtung der Theilungsebene bei ihrer Bildung in gesetzmässiger Weise zu beeinflussen. Wenn man ein sich furchendes Ei zu einer Scheibe zwischen zwei horizontalen und parallelen Platten stark comprimirt, so bilden sich die ersten Theilebenen senkrecht zur Druckfläche aus, weil sie in dieser Richtung die Zellen quer zu ihrem längsten Durchmesser schneiden (s. Fig. 37 *A* und 31). Auch die folgenden Theilwände kommen senkrecht zu stehen, wenn vorsichtig von Zeit zu Zeit der in Theilung begriffene Körper noch weiter abgeplattet wird (Fig. 37 *C* und *D*). Theilungsebenen in horizontaler Richtung treten in den zahlreicher gewordenen Zellen erst von dem Moment an auf, wo ihr längster Durchmesser dem Zwischenraum der comprimirenden Platten entspricht (Fig. 37 *E*). (Pflüger, Roux, Driesch, Hertwig, Ziegler etc.) Man kann in dieser Weise ein Ei zwingen, eine einfache Lage neben einander geordneter Zellen beim Furchungsprocess zu liefern. Eine Grenze ist dem Verfahren nur dadurch gesetzt, dass das Zellenmaterial allmählich in verschiedener Weise geschädigt wird, durch die mechanischen Insulte, durch die beträchtliche Vergrösserung der Oberfläche der wachsenden Zellmasse, durch die ungünstige Lage der centralen Zellen für die Sauerstoffzufuhr etc.

In derselben Weise lässt sich auch durch Zug und Druck die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen abändern. Zum Beweis können uns die interessanten, an der Kartoffel angestellten Experimente von Kny dienen.

Wenn man an einer Kartoffelknolle eine Schnittfläche anbringt, so wird an ihr nach zwei Tagen Wundperiderm gebildet. Hierbei kommen die Scheidewände der sich theilenden Zellen mit wenigen

Ausnahmen der Wundfläche genau oder annähernd parallel zu liegen. Der Grund dafür, dass diese Richtung bevorzugt wird, ist wohl darin zu suchen, dass die sich zur Theilung vorbereitenden Zellen wegen ihres festen Anschlusses an die benachbarten Gewebszellen sich nur nach der freien Fläche leicht ausdehnen und verlängern können.

Der Experimentator kann indessen die gewöhnliche Theilungsrichtung der Zellen durch Druck oder Zug verändern. Um dies zu erreichen, hat Kny aus einer grossen Kartoffelknolle dünne Scheiben

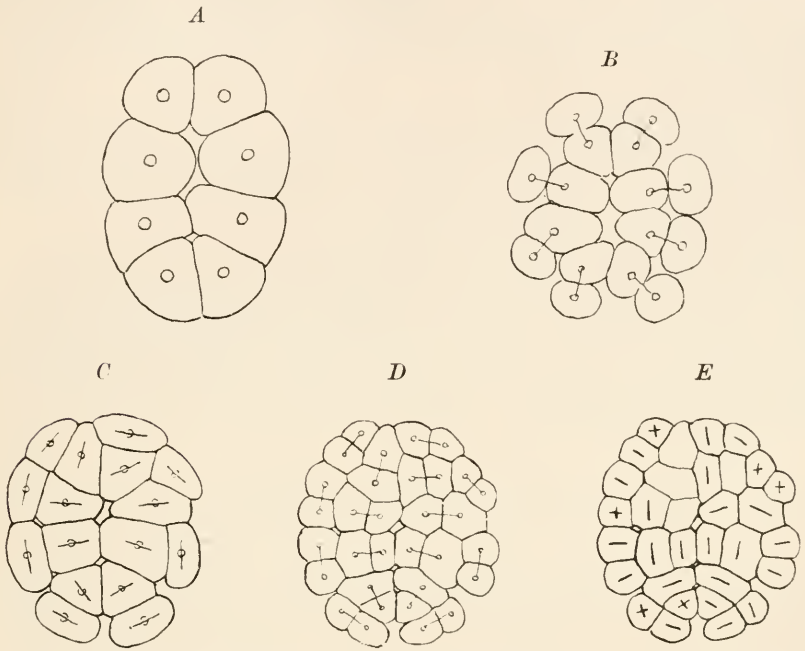



**Fig. 37. Befruchtetes Ei von Echinus mikrotuberculatus im Durchströmungscompressorium gepresst.** Aus Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft 1894, Seite 135, Fig. 1—5.

*A* Stadium von 8 Zellen, *B* von 16 Zellen. *C* Dasselbe Ei in Vorbereitung zur nächsten Theilung. *D* Durch Theilung der 16 Zellen (*C*) durch verticale Theilebenen sind 32 in einer Ebene neben einander liegende Zellen entstanden. *E* Die Theilung in 64 Zellen erfolgt in den meisten Fällen noch durch verticale Theilebenen, was durch horizontale Striche (Richtung der Spindelachse) angegeben ist. In den mit einem Kreuz + bezeichneten Zellen steht die Spindelachse vertical oder schräg, so dass die Theilebene in mehr oder minder horizontaler Richtung erfolgt. Nach Ziegler.

herausgeschnitten, hat sie darauf zusammengebogen und in einer feuchten Kammer zwischen zwei parallele Glasplatten gebracht, von welchen er die obere in zweckentsprechender Weise mit Grammgewichten belastete. Bei dieser Anordnung werden an der convexen Fläche der Umbiegungsstelle der Kartoffelscheibe die Zellen in einer Richtung parallel zur Oberfläche gedehnt, dagegen an der concaven Fläche von ihren Seiten her noch mehr zusammengepresst als unter gewöhnlichen Verhältnissen.

„Der Erfolg des Versuchs," berichtet Kny, „war der erwartete. An der concaven Seite waren die Theilungswände, welche die Bildung

des Wundperiderms einleiteten, ebenso annähernd periclin (das heisst parallel zur Oberfläche) gerichtet wie an ebenen Wundflächen. An der convexen Oberfläche sah ich bei den gelungensten der oben beschriebenen Versuche die meisten während des Versuchs entstandenen Wände anticlin gerichtet; neben diesen traten aber in grösserer oder geringerer Zahl auch pericline und solche von mittlerer Stellung auf. In allen Versuchen, wofern bei denselben die Belastung der gebogenen Riemen bis zur äussersten zulässigen Grenze getrieben war, sprang der Unterschied in der vorherrschenden Richtung der Theilungswände an der convexen und an der concaven Wundfläche so deutlich in die Augen, dass eine ursächliche Beziehung zu Zug und Druck unverkennbar war."

Man kann den Versuch auch in der Weise anstellen, dass man aus der Kartoffelknolle Riemen ausschneidet, vertical aufhängt und mit Grammgewichten stark belastet. Auch hierbei zeigt sich nach einigen Tagen, dass die Zahl der neu entstandenen anticlinen Wände die der periclinen erheblich überwiegt. In einem Versuch von Kny war das Verhältniss beider etwa wie 3 : 1.

Die angeführten Versuche werfen Licht auf die in der Natur zu beobachtende Erscheinung, dass Wasserpflanzen wie Ranunculus fluitans, Potamogeton und andere in schnell fliessendem Wasser stärker in die Länge wachsen als im ruhigen Wasser. Wahrscheinlich wird auch hier durch den mechanischen Zug eine stärkere Streckung der Zellen in der Richtung des Wasserlaufes und eine dementsprechende Stellung der Theilungswände begünstigt werden.

### b. Die Bedeutung von Druck und Zug für die Entstehung mechanischer Gewebe.

Wie aus mehreren gleich mitzutheilenden Erscheinungen hervorgehen wird, wirken Zug und Druck als Reiz, welcher die Bildung von zug- und druckfesten Substanzen im Protoplasma und ihre Ablagerung an den am meisten in Anspruch genommenen Stellen befördert. Pflanzen und Thiere bieten uns in ihren Einrichtungen eine ausserordentlich interessante Parallele dar.

Bei den Pflanzen werden die Gewebe, welche sich vor anderen Zellaggregaten durch ihre Zug- und Biegungsfestigkeit besonders auszeichnen, nach dem Vorschlag von Schwendener als die mechanischen zusammengefasst. Sie setzen sich aus verschiedenen Arten meist langgestreckter und sehr dickwandiger Zellen zusammen, welche man je nach Form und Lage als Bast-, Libriform-, Holzzellen, als Tracheiden, Collenchymgewebe etc. bezeichnet. Dass mechanische Einwirkungen an gedehnten Pflanzentheilen eine Zunahme dieser Gebilde, eine Vermehrung in der Zahl der Elemente, eine Verdickung ihrer Wandungen verursachen, dafür hat Hegler unter Pfeffer's Leitung den experimentellen Nachweis geführt.

Wachsende Pflanzentheile wurden durch Grammgewichte bis an die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit belastet und von Tag zu Tag die Belastung erhöht, weil in entsprechendem Maasse die Zugfestigkeit in Folge eintretender Reaction von Seiten der Pflanzengewebe eine Zunahme erfuhr.

„Das Hypocotyl der Keimlinge von Helianthus annuus, welches bei 160 Gramm zerriss, konnte bei Belastung mit 150 Gramm nach

2 Tagen bereits 250 Gramm tragen, und nach dem Einfluss dieser Belastung konnte das spannende Gewicht nach einem weiteren Tage auf 300 Gramm und nach einigen Tagen auf 400 Gramm gesteigert werden. Keimlinge von Phaseolus, welche bei 180 Gramm zerrissen waren, erfuhren durch allmähliche Steigerung des Gewichts in 7 Tagen ein Tragvermögen von 650 Gramm. In Blattstielen von Helleborus, deren Zerreissungsfähigkeit ungefähr bei 400 Gramm lag, wurde die Tragfähigkeit innerhalb 5 Tagen sogar auf 3,5 Kilogramm gesteigert, während die Festigkeit der unbehandelten Objecte sich in dieser Zeit nicht merklich änderte. Bei Helleborus bilden sich Bastfasern aus, die sonst fehlen.

Im Uebrigen lehrt auch die Natur selbst, dass mit Zunahme der Belastung die Tragfähigkeit und Zugfestigkeit von Pflanzenorganen zunimmt. Früchte, die allmählich zu beträchtlicher Grösse heranwachsen und ein erhebliches Gewicht erlangen, werden durch dünne Stiele festgehalten, die durch allmählich erfolgende besondere Entwicklung der mechanischen Gewebe mit einer der zu tragenden Last proportionalen Tragfähigkeit ausgestattet werden.

In dieser Weise deuten, wie schon Spencer vor 30 Jahren hervorgehoben hat, „mancherlei alltäglich zu beobachtende Thatsachen darauf hin, dass die mechanischen Zugwirkungen, welchen aufrecht wachsende Pflanzen ausgesetzt sind, an sich schon eine Zunahme in der Ablagerung fester Substanzen verursachen, wodurch solche Pflanzen in den Stand gesetzt werden, den genannten Wirkungen Widerstand zu leisten".

Eine Parallele zu den Versuchen von Hegler, welche gelehrt haben, dass proportional der Belastung die Tragfähigkeit eines pflanzlichen Organs in kurzer Zeit erheblich zunimmt, liefern auf thierischem Gebiet die schon 1864 ausgeführten Experimente von Sedillot. Der französische Physiologe entfernte bei jungen Hunden von den beiden Unterschenkelknochen theilweise die Tibia, indem er das ganze Mittelstück resecirte. Die ganze Last des Körpers, welche sich sonst auf Tibia und Fibula vertheilte, wirkte jetzt allein auf letztere ein. Die Folge derartiger Operationen war, dass nach längerer Zeit die Fibula, welche normaler Weise 5- bis 6mal schwächer als die Tibia ist, diese an Grösse und Dicke erreicht hat, ja endlich selbst noch übertrifft.

Wenn die Entwicklung mechanischer Gewebe eine Reaction auf mechanische Reize, auf Zug und Druck ist, so lässt sich auch erwarten, dass die Reaction hauptsächlich an den Stellen erfolgen wird, welche in besonderem Maasse dem Reize ausgesetzt, dass heisst besonders mechanisch in Anspruch genommen werden. Daher müssen die in dieser Weise erzeugten Structuren als durchaus zweckentsprechende erscheinen, insofern sie nun auch den an sie gestellten mechanischen Bedingungen entsprechen. Sie sind uns überaus lehrreiche Beispiele, die zeigen, wie direct durch Anpassung an die äusseren Verhältnisse sich Einrichtungen von vollkommenster Zweckmässigkeit haben entwickeln können.

Wie für die pflanzlichen gilt dies in demselben Maasse auch für die thierischen Skelettbildungen. Beide sind im Grossen und Ganzen den Gesetzen der Mechanik und den daraus abgeleiteten Vorschriften der Ingenieurwissenschaft entsprechend aufgebaut. Da wenige Organsysteme so beweisend wie die mechanischen für den directen Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Gestaltbildung sind, empfiehlt

es sich, etwas ausführlicher bei ihnen zu verweilen und als Einleitung einen kleinen Excurs auf das Gebiet der Mechanik voraus zu schicken.

Um sich zunächst über die Veränderungen klar zu werden, welche Zug- und Druckkräfte an einem biegsamen, aber hinlänglich festen Material hervorrufen, denke man sich einen ursprünglich geraden dicken Stab von Holz oder Eisen etwas zusammengebogen. Die Krümmung lässt sich herbeiführen entweder dadurch, dass man den Stab aufrichtet, an seinem unteren Ende in der Erde gut befestigt und am oberen Ende einen seitlichen Zug mit entsprechender Kraft ausführt, oder dadurch, dass man den Stab horizontal mit seinen Enden auf zwei feste Unterlagen legt und auf die nicht unterstützte Mitte ein schweres Gewicht einwirken lässt. Im ersteren Falle wird der Stab durch den auf sein freistehendes Ende seitlich ausgeübten Zug und im zweiten Falle durch einen auf seine nicht unterstützte Mitte ausgeübten Druck in Folge starker Belastung gekrümmt.

In beiden Fällen haben die Theilchen in der Mitte des so gebogenen Stabes einen verschiedenen Widerstand gegen die biegende Kraft zu leisten. An der jetzt concav gewordenen Fläche des Stabes werden die Theilchen stark zusammengepresst, an der entgegengesetzten, convexen Fläche werden sie dagegen auseinandergezogen oder gedehnt. Es liegt auf der Hand, dass der Dehnung, resp. der Zusammenpressung am meisten die oberflächlichsten Schichten der zwei gegenüber liegenden Flächen des Balkens unterworfen sind. Denn nach der Achse des Stabes zu müssen sich die entgegengesetzten Wirkungen der Pressung und der Dehnung allmählich ausgleichen und schliesslich gegenseitig aufheben. An der concaven Seite werden die Theilchen, je weiter von der Oberfläche entfernt, um so weniger zusammen gedrückt und an der convexen Fläche in entsprechender Weise, je mehr nach innen, um so weniger gedehnt werden. In der Achse selbst aber werden die Theilchen weder gedehnt, noch gepresst, sie bleiben gegen Druck und Zug vollständig indifferent und heissen daher die „neutrale Schicht".

Da die Biegungsfestigkeit eines Stabes auf dem Widerstand beruht, welchen seine oberflächlichen, allein mechanisch in Anspruch genommenen Schichten den einwirkenden Kräften entgegensetzen, kann man ohne Schaden die neutrale Schicht aus ihm herausnehmen oder durch eine mechanisch minderwerthige Substanz ersetzen.

„Zerrung und Pressung sind aber nicht die einzigen Wirkungen" eines Gewichts, „welches den Balken belastet. An einem auf Biegungsfestigkeit beanspruchten Körper haben die Theilchen eines jeden Querschnittes das Streben, sich gegen die Theilchen des benachbarten Querschnittes, und die Theilchen jedes Längsschnittes das Streben, sich gegen die des benachbarten Längsschnittes zu verschieben. Die Kraft, mit der dies geschieht, nennt man die Schub- oder Scheerkraft, und es wird demnach in jedem Schnitte noch eine Spannung, die Schubspannung, hervorgerufen, welche der Verschiebung zweier benachbarter Schnitte gegen einander Widerstand leistet". (J. Wolff.)

Die scheerende Kraft wird in der neutralen Achse am grössten. Am besten überzeugt man sich davon, wenn man einen Balken in seiner Mitte der Länge nach entsprechend der neutralen Schicht durchsägt (Fig. 38 *A*). Bei einer durch Belastung hervor-

gerufenen Verbiegung des Balkens wird sich dann die eine gegen die andere Hälfte verschieben oder abscheeren. Um dies zu vermeiden, müssen daher Druck- und Zugseite unter einander fest verbunden sein.

Die hier kurz auseinander gesetzten mechanischen Principien bringt man in der Ingenieurwissenschaft bei der Construction eiserner Träger in Anwendung. Um Material zu ersparen und gleichzeitig den Träger möglichst leicht zu machen, verwendet man keine eisernen Vollbalken, sondern lässt die „neutrale Schicht" ausfallen. Je nachdem der Träger nur einseitig oder allseitig biegungsfest sein soll, hat er verschiedene Formen erhalten.

Zum erstgenannten Zweck hat man den sogenannten T-Träger construirt, welcher auf dem Querschnitt die Form eines römischen Doppel-T hat (I). Zwei in einem grösseren Abstand von einander befindliche

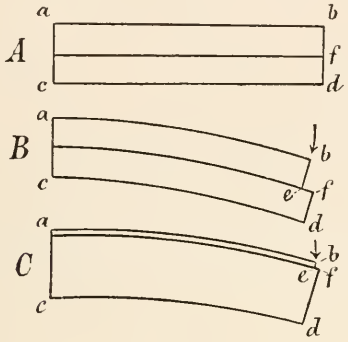



Fig. 38 *A*.

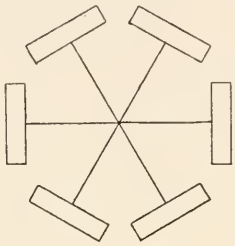


Fig. 38 *B*.

**Fig. 38 *A*. Schema zur Erläuterung der Abscheerung.** Nach J. Wolff.

*A* Ein gerader Balken *a b c d*, der bei *a c* befestigt ist, ist genau in der neutralen Faserschicht *f* durchsägt. *B* Derselbe Balken in Folge einer starken Belastung bei *b*(Y) eingekrümmt, wobei sich die obere gegen die untere Balkenhälfte in Folge Abscheerung um *e f* verschoben hat. *C* An einem entsprechenden Balken eine obere dünne Schicht durch einen Längsschnitt abgesägt und bei *b* belastet. Die Verschiebung *e f* ist viel geringer ausgefallen.

**Fig. 38 *B*. Querschnitt durch eine mehrseitig biegungsfeste Construction.**

parallele Eisenplatten werden ihrer Länge nach in ihrer Mitte durch eine dritte, vertical gestellte Platte unter einander in feste Verbindung gesetzt. Die eine der parallelen Eisenplatten, welche der Pressung Widerstand zu leisten hat, heisst die Druckgurtung, die entgegengesetzte die Zuggurtung, weil sie auf der gedehnten Seite liegt. Die Verbindungsplatte ersetzt die Füllung und verhindert die Abscheerung. Die Biegungsfestigkeit eines solchen T-Trägers wächst mit der Grösse des Abstandes der beiden Gurtungen von einander.

Soll der Träger nach allen Richtungen den gleichen Grad von Biegungsfestigkeit besitzen, so gibt man ihm die Form eines hohlen Cylinders. Hier ist jede Stelle des Cylinders, je nach der Richtung, in welcher die biegende Kraft wirkt, entweder Zug- oder Druckgurtung. Den geschlossenen Hohlcylinder kann man auch ersetzen durch eine Anzahl von T-Trägern, die man so anordnet, wie es Fig. 38 *B* zeigt. Wenn man in dieser Figur die einzelnen Gurtungen unter einander an ihren Seiten verbindet, so kann man jetzt die inneren Füllungen,

die Verbindungen zwischen den opponirten Platten der einzelnen T-Träger, weglassen, ohne die Festigkeit der ganzen Anordnung zu verringern, und erhält dadurch die hohle Säule.

Nach denselben Regeln sind gewöhnlich auch die mechanischen Gewebe bei Pflanzen und bei Thieren angeordnet, über welche wir uns jetzt nach den vorausgeschickten Erörterungen einen Ueberblick verschaffen wollen.

### *α*) Die mechanischen Einrichtungen bei Pflanzen.

In die bei Pflanzen bestehenden verschiedenartigen Einrichtungen gewährt uns das bahnbrechende Werk von Schwendener einen Einblick, betitelt: „Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen."

Viele Pflanzen besitzen einen über die Erdoberfläche senkrecht in die Höhe steigenden Schaft, welcher an seinem Ende häufig stark belastet ist, bei Gräsern durch die Blüthen- und Fruchtähre, bei Bäumen durch eine mächtig entfaltete Blätterkrone. Die Anforderungen an seine Biegungsfestigkeit können aber noch ausserdem erheblich gesteigert werden, wenn er seitlich einwirkenden kräftigen Windstössen, ohne zu zerreissen, Widerstand zu leisten hat.

Die Festigkeit des Schaftes beruht auf Strängen der oben erwähnten mechanischen Zellen (dem Stereom). Ihre Leistungsfähigkeit ist keine geringere als diejenige eines entsprechend dicken Eisendrahtes. Denn „ein Faden frischer Bastzellen von 1 qmm Querschnitt vermag je nach der Pflanzenart, welcher derselbe entnommen ist, ungefähr 15—20, in seltenen Fällen 25 Kilo zu tragen, ohne dass er nach Entfernung der Gewichte eine dauernde Verlängerung erfahren hätte, weil seine Elasticitätsgrenze durch die Belastung nicht überschritten wurde".

Die Stereomstränge sind nun mit sehr seltenen Ausnahmen im Schaft so angeordnet, dass sie möglichst dicht an der Oberfläche liegen und zusammen einen Hohlcylinder darstellen. Nach aussen von ihnen findet sich noch die Epidermis und je nach der Pflanzenart, um die es sich handelt, eine bald dünnere, bald dickere Schicht von anderen Geweben; bei grünen Stengeln zum Beispiel ein Assimilationsgewebe, welches wegen seines Chlorophylls ja ebenfalls auf die Oberfläche angewiesen ist und so gewissermaassen mit den mechanischen Geweben um den Raum concurrirt.

Im Einzelnen finden sich mannigfache Variationen in der Anordnung der Stereomstränge, wie uns die Querschnittsbilder durch den Schaft von drei Pflanzen lehren.

Bei Arum maculatum (Fig. 39) bilden den Skeletcylinder 24 peripher gelegene Stereomstränge, deren Querschnitte, um sie kenntlich zu machen, schraffirt sind; sie sind von einander getrennt durch breite Streifen von grünem Assimilationsgewebe, das die Rolle eines Füllmaterials spielt und sich auch noch unter der Rinde in dünner Schicht ausbreitet.

Der Querschnitt durch den Stengel einer Graminee, Molinia coerulea (Fig. 40), zeigt uns die Stereomstränge zu einem geschlossenen Cylindermantel verbunden, dessen Biegungsfestigkeit noch durch longitudinal verlaufende, von seiner Aussen- und Innenfläche vorspringende Stereomrippen erhöht ist. Die Zwischen-

räume zwischen den äusseren Rippen und der Epidermis werden wieder durch Assimilationsgewebe ausgefüllt, während in die nach innen vorspringenden Rippen die Mestombündel, das Nahrung leitende Gewebe, eingebettet sind.

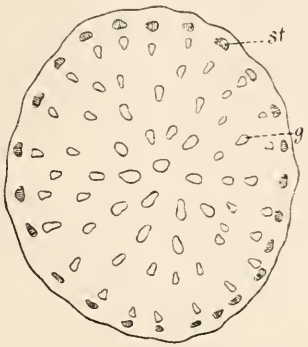



**Fig. 39. Querschnitt durch den Blüthenschaft von Arum maculatum** mit 24 peripherischen Stereomsträngen, deren Querschnitte schraffirt sind. Die übrigen, über den ganzen Querschnitt zerstreuten, hell gelassenen, umschriebenen kleinen Partieen sind Querschnitte der die Nahrung leitenden Stränge. Nach Potonié Fig. 8.

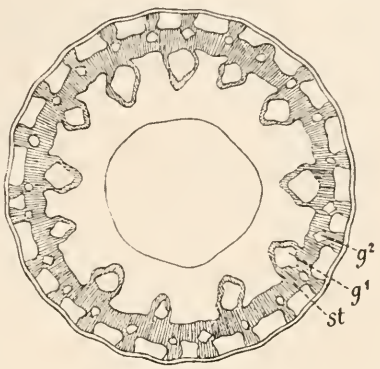



**Fig. 40. Querschnitt durch den hohlen Stengel von Molinia coerulea.** In den schraffirten, gerippten Skelett-Hohlcylinder sind die Mestombündel eingebettet. Die sich an die Innenfläche des Cylinders anlehnenden grösseren Bündel sind von Stereom umgeben, welches mit dem Cylinder in Verbindung steht. Zu äusserst die Epidermis. Nach Potonié Fig. 10.

Ein ebenfalls geschlossener, aber innen und aussen glatt begrenzter Cylindermantel von Stereom ist drittens auf dem Querschnitt durch den Blüthenschaft von Anthericus Liliago (Fig. 41) zu sehen. Nach aussen von ihm liegt wieder eine ziemlich dicke Schicht von Assimilationsgewebe und die Epidermis.

Der Raum im Innern des Skelettcylinders kann bei den Pflanzen eine sehr verschiedenartige Füllung zeigen, welche aber in allen Fällen mechanisch ohne Bedeutung ist. Bei Arum maculatum und Anthericus findet sich weiches Parenchymgewebe, in welchem Gefässstränge ihren Weg nehmen, deren Querschnitte in den Figuren von dem Stereomgewebe durch Fortfall der Schraffirung zu unterscheiden sind. An stärker verholzten Stengeln wird die im Skelettcylinder eingeschlossene und leicht aus ihm herauszulösende Füllmasse auch als Mark bezeichnet (Hollundermark, Mark der Sonnenblume). Bei den meisten Gräsern und vielen andern Pflanzen sind die Schäfte im Innern ganz hohl und lufthaltig, wie die zu Trägern beim Hausbau verwandten eisernen Hohlcylinder.

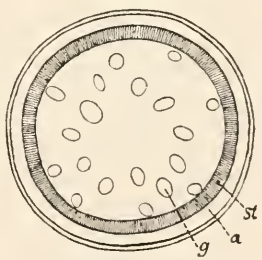



**Fig. 41. Querschnitt durch den Blüthenschaft von Antheric. Liliago.** Zwischen der schraffirten Skelettpartie und der Epidermis befindet sich ein Ring von Assimilationsgewebe. Ueber den centralen Theil des Querschnitts finden sich Mestombündel zerstreut, von denen sich einige an die Innenfläche des Skelettcylinders anlegen. Nach Potonié Fig. 11.

Als constructives Material dient das mechanische Gewebe bei den Pflanzen noch zu andern Zwecken als zur Herstellung biegungsfester Organe und lässt dann auch in diesen Fällen wieder eine dem Zweck entsprechende Anordnung erkennen. Auf manche Pflanzentheile wirken nur Zugkräfte in ihrer Längsrichtung ein, wie besonders auf die meisten unterirdischen Theile. Die Hauptwurzeln eines vom Winde heftig bewegten Baumes haben einen oft gewaltigen Zug auszuhalten. Zugfest müssen ferner manche Stengel sein, die schwere, nach abwärts hängende Früchte: Kirschen, Aepfel, Kürbisse, zu tragen haben. Einen continuirlichen Zug erfahren endlich die Stengel untergetauchter Wasserpflanzen, welche mit ihren Blättern im strömenden Wasser flottiren, wie Ranunculus fluviatilis.

Die Zugfestigkeit einer Construction hängt von der Masse des verwandten widerstandsfähigen Materials, von der Grösse seines Querschnitts ab; und es ist am zweckmässigsten, wenn das Material auf einen einzigen Strang zusammen gedrängt ist. Im Gegensatz zu den Pflanzentheilen, welche auf Bewegungsfestigkeit gebaut sind, müssen die auf Zug in Anspruch genommenen Organe die mechanischen Gewebe mehr oder minder zu einem Strang vereinigt haben, welcher die Mitte der Wurzel oder des Stengels einnimmt. Das ist in der That bei den oben aufgeführten Organen auch mehr oder minder der Fall.

### β) Die mechanischen Einrichtungen bei Thieren.

Wie bei den Pflanzen das Stereom, ist bei den Wirbelthieren das Knochengewebe in vielen Fällen offenbar nach den Vorschriften der Ingenieurwissenschaften zur Bildung biegungsfester Stützen mit dem Aufwand der geringsten Menge zweckdienlichen Materials ausgenutzt worden. Die langen Röhrenknochen sind nach dem Princip des Hohlcylinders gebildet. Ein Mantel compacter Knochensubstanz umschliesst einen von mechanisch indifferenter Substanz und gelbem Knochenmark ausgefüllten Raum. Beim Studium der Entwicklung der Röhrenknochen kann man verfolgen, wie in demselben Maasse, als sich an der Oberfläche der erst knorpeligen, später spongiösen Skelettanlage eine Scheide compacter Knochensubstanz entwickelt, die mechanisch überflüssig werdenden centralen Theile allmählich resorbirt und in Fettgewebe umgewandelt werden. Oder die Röhrenknochen werden, wie bei den Vögeln, pneumatisch, indem Ausstülpungen der Lungenflügel in sie hineinwachsen.

Eine noch wunderbarere, nach mechanischen Principien durchgeführte Architektur, deren Abhängigkeit von Zug und Druck sich nachweisen lässt, findet sich in der spongiösen Knochensubstanz, an den Enden der Röhrenknochen, in den Wirbelkörpern in den Hand- und Fusswurzelknochen. Den Einblick in das Wesen derselben verdankt die Wissenschaft dem glücklichen Umstande, dass Hermann von Meyer, als er sich mit der feineren Structur der Knochenspongiosa beschäftigte, den Begründer der graphischen Statik, Culmann, als Berather zur Seite hatte.

Besonders lehrreich ist das obere Ende des Femur geworden, welches man seiner Form und Aufgabe nach einem Krahn vergleichen kann. Wie Julius Wolff in seiner Geschichte der Knochenarchitektur erzählt, „bemerkte Culmann bei Betrachtung der Meyer-

schen Präparate, dass die Spongiosabälkchen an vielen Stellen des menschlichen Körpers in denselben Linien aufgebaut sind, welche er für solche Körper zu zeichnen gelehrt hatte, die ähnliche Formen haben wie die betreffenden Knochen und ähnlichen Kräfteeinwirkungen ausgesetzt sind, wie diese". „Er zeichnete nun einen Knochen (Fig. 42), dem er die Umrisse des oberen Endes eines menschlichen Oberschenkels gab, und bei dem er eine den Verhältnissen beim Menschen entsprechende statische Inanspruchnahme annahm. In diesen Krahn liess er unter seiner Aufsicht die sogenannten Zug- und Drucklinien von seinen Schülern hineinzeichnen. Es zeigte sich, dass diese Linien in der That ganz und gar identisch waren mit denjenigen, welche die Natur am oberen Ende des Oberschenkels durch die Richtungen, die sie hier den Knochenbälkchen gegeben, in Wirklichkeit ausgeführt hat."

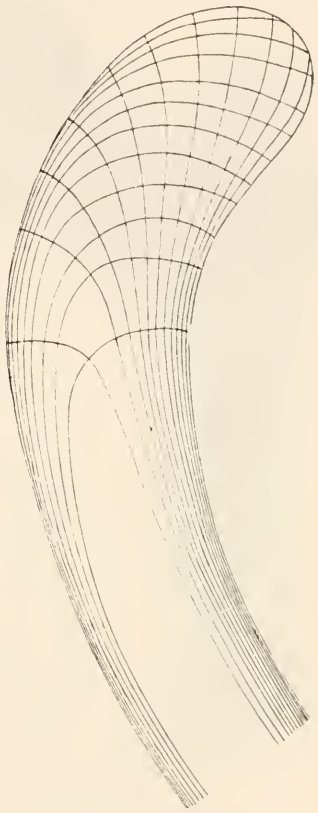


Fig. 42. Gebogener Krahn mit Zug- und Druckcurven. Nach einer Construction von Culmann aus H. v. Meyer.

Was versteht man in der Mechanik unter Zug- und Drucklinien oder Curven? Sie zeigen uns die Richtungen an, in welchen ein belasteter Körper am meisten durch Zug und Druck in Anspruch genommen wird und daher am widerstandskräftigsten gebaut sein muss. Zugleich sind in der Richtung der Curven auch die scheerenden Kräfte beseitigt. Ein Körper, welcher, dem Verlauf der Zug- und Druckcurven entsprechend, aus Stäben und Bändern einer mechanisch brauchbaren Substanz zusammengesetzt wird, kann eine ebensolche Belastung aushalten wie ein solider Körper aus der gleichen Substanz. Es wird also durch die Construction derselbe Zweck, aber in vortheilhafterer Weise, weil mit einem Minimum von Material, erreicht.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, wollen wir jetzt die Architektur des oberen Femurendes untersuchen. Ein in frontaler Richtung von ihm angefertigter dünner Durchschnitt (Fournirblatt) ist in Fig. 43 abgebildet und in der nebenstehenden Fig. 44 schematisirt wiedergegeben. Man sieht von unten nach oben die compacte Knochensubstanz, welche unten die Markhöhle umgibt, allmählich dünner werden und schliesslich zugespitzt aufhören. In demselben Maasse aber, als dies geschieht, lösen sich von der Subst. compacta in kleinen Abständen von einander feine Knochenblätter ab, die auf dem Durchschnitt in regelmässigen, bestimmt gerichteten Curven weiter verlaufen. Man kann daher sagen: an dem oberen Epiphysenende blättert sich

die Compacta in Knochenlamellen der Spongiosa auf, oder man kann auch umgekehrt, wie H. von Meyer und Julius Wolff betonen, die sogenannte compacte Substanz durch eine Zusammendrängung der Bälkchen der Spongiosa gebildet sein lassen.

Auf dem Frontaldurchschnitt sind zwei Blättchenzüge zu unterscheiden, ein von der grossen Trochanterseite ausgehender und ein an der Adductorenseite gelegener Zug. Die von der Trochanterseite ausgehenden Curven enden auf der Adductorenseite und umgekehrt. Wie Wolff auseinandergesetzt hat, stehen erstens die Enden der Bälkchen beider Züge überall rechtwinklig auf der oberflächlichen Rindenschicht des Knochens, zweitens kreuzen sich die unzähligen, in Curven verlaufenden Bälkchen

Fig. 43.

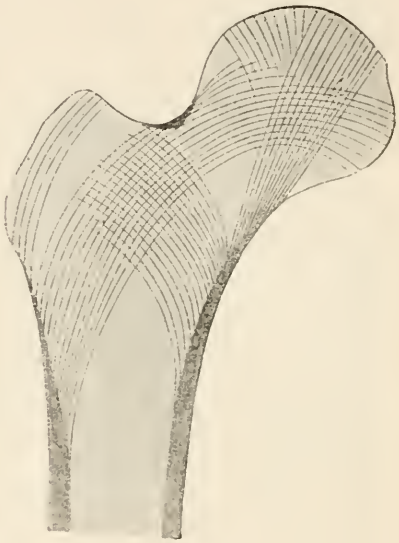


Fig. 44.

**Fig. 43. Schnitt (Fournirblatt) durch das obere Ende des Femur eines noch nicht ausgewachsenen (15jährigen) männlichen Individuums.** Photographische Abbildung nach J. Wolff.

**Fig. 44. Schematisirte Abbildung der Architektur des oberen Femurendes.** Nach H. v. Meyer (1867).

der beiden Seiten, wo sie in ihrem Verlaufe einander schneiden, unter rechtem Winkel. Die zwischen ihnen gelegenen, von rothem Knochenmark ausgefüllten Räume sind daher mehr oder minder quadratisch.

Mit den Augen des Ingenieurs betrachtet, stellen die von der Adductorenseite ausgehenden Züge „Druckbälkchen oder Druckplättchen dar, d. i. Bälkchen, in denen die scheerenden Kräfte aufgehoben sind, und welche zugleich der Druckwirkung der Körperlast auf die Adductorenseite den erforderlichen Widerstand entgegensetzen. Es wird ausschliesslich in den Richtungen dieser Bälkchen

das obere Ende des Oberschenkels gedrückt, und wenn daher in diesen Richtungen keine oder nicht entsprechend starke Bälkchen vorhanden wären, so müsste der Druck zu einem Zerdrücken des Knochens führen".

Die Bälkchen der Trochanterseite dagegen sind Zugbälkchen, in denen ebenfalls keine scheerenden Kräfte störend wirken, und welche zugleich dem durch die Körperlast bedingten, auf die Trochanterseite wirkenden Zug den erforderlichen Widerstand leisten und demnach ein Auseinanderreissen des Knochens zu verhindern bestimmt sind.

Wie in der Construction des Krahns (Fig. 42) die Zug- und Drucklinien, so „drängen sich am Femur (Fig. 43) die Bälkchen der Spongiosa gegen das Mittelstück des Knochens hin zu compactem Gefüge zusammen, welches am festesten und dicksten sein muss gegen das Mittelstück des Knochens hin", weil hier die grösste Biegungsfestigkeit vorhanden sein muss.

In den meisten Fällen ist die Architektur der Spongiosa für einfachere statische Verhältnisse als am obern Femurende eingerichtet; sie ist gewöhnlich nur einem Druck durch Belastung in einer Richtung unterworfen. Als lehrreichstes und einfachstes Beispiel hierfür führt H. Meyer das untere Ende der Tibia an.

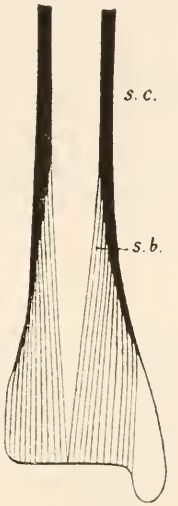



**Fig. 45. Frontaler Durchschnitt durch das untere Ende der Tibia.** Schema nach H. v. Meyer.

Auch hier beginnt wieder nach dem Gelenkende zu die compacte Knochensubstanz sich erheblich zu verdünnen, wobei sie sich allmählich in ein System parallel verlaufender Knochenplättchen auflöst, welche nach unten ein wenig auseinander weichen und auf der dünnen, compacten Rindensubstanz der Gelenkfläche in ihrer ganzen Ausdehnung senkrecht enden. Verbunden werden sie unter einander durch Plättchen, die sie in senkrechter Richtung rechtwinklig schneiden. Auf diese Weise wird ein Ausweichen oder Ausbiegen eines Plättchens bei gesteigertem Druck unmöglich gemacht. Durch die Zerlegung der compacten Knochensubstanz in Lamellen, welche sich wie Strebepfeiler von der unteren Gelenkfläche erheben und den spongiösen Bau des unteren Gelenkendes bedingen, wird der durch das Mittelstück der Tibia von oben her fortgesetzte Druck gleichmässig auf die ganze Gelenkfläche vertheilt und auf die ganze entsprechende Gelenkfläche des Astragalus fortgepflanzt.

Noch mehr als die Architektur normaler Knochen ist für die Lehre, dass die Gestaltungsprocesse der Organismen durch äussere Factoren beeinflusst werden, von Bedeutung der Nachweis, dass die Architektur eines Knochens etwas Veränderliches ist und, wie Wolff und Roux nachzuweisen versucht haben, während des Lebens „Transformationen" erfahren kann.

Wenn bei Brüchen oder in Folge anderer krankhafter Störungen die Knochen einer veränderten Gebrauchsweise unterliegen und anderen mechanischen Bedingungen zu genügen haben, indem die Richtungen des stärksten Zuges und Druckes nicht mehr dieselben geblieben sind,

so beginnen allmählich die Knochenplättchen an den Stellen, wo sie nicht mehr mechanisch in Anspruch genommen werden, zu schwinden während sich nun Plättchen der veränderten Lage der Zug- und Druckcurven entsprechend entwickeln.

„An vielen Fracturenpräparaten," bemerkt Jul. Wolff, „hatte ich beobachten können, dass in der That jedes Mal, wenn die Fractur mit einer von der Norm abweichenden Winkelstellung der Fragmente geheilt war, eine neue Architektur des Knochens sich gebildet hatte, die den neuen statischen Verhältnissen entsprach. Und das Merkwürdigste und am eclatantesten den mathematischen Erwägungen Entsprechende war hierbei der Umstand, dass die Architekturumwandlungen sich bis in sehr weit von der Bruchstelle entlegene Stellen des Knochens hin erstreckten, dass sie sich beispielsweise bei Diaphysenbrüchen langer Knochen an den weit entfernten Gelenkenden dieser Knochen bemerklich machten."

„Ebenso hatte ihm das Studium rhachitisch verbogener Knochen gezeigt, dass sowohl in der neutralen Faserschicht, als in der senkrecht zu ihr stehenden Knochenschicht eine ganz neue, den neuen mechanischen Verhältnissen genau entsprechende Architektur entsteht."

Zu demselben Ergebniss wurde Roux durch das Studium einer Kniegelenks-Ankylose geführt.

## Literatur zu Capitel VIII.


1) **Karl von Bardeleben.** *Beiträge zur Anatomie der Wirbelsäule. Jena 1874.*
2) **Born.** *Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anatom. Anzeiger 1893.*
3) *Derselbe. Neue Compressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur. 1894.*
4) *Derselbe. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXIV.*
5) **H. Driesch.** *Entwicklungsmechanische Studien IV. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 1893.*
6) *Derselbe. Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinidencies. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893.*
7) **Hegler.** *Ueber den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. Sitzungsber. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1891 S. 638.*
8) **Heider.** *Ueber die Bedeutung der Furchung gepresster Eier. Archiv für Entwickl.-Mech. Bd. V. 1897.*
9) **Oscar Hertwig.** *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? 1884. Jena, Fischer's Verlag.*
10) *Derselbe. Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893.*
11) *Derselbe. Ueber einige am befruchteten Froschei durch Centrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen. Sitzungsber. der königl. preuss. Akad. der Wissensch. in Berlin, math.-phys. Classe. 1897.*
12) **L. Kny.** *Ueber den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen. Berichte d. deutschen bot. Gesellsch. Bd. XIV. 1896.*
13) **Keller.** *Biologische Studien. Biolog. Centralbl. Bd. XVII Nr. 3. 1897.*
14) **Hermann Meyer.** *Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. 1873.*
15) *Derselbe. Die Architektur der Spongiosa. Zehnter Beitrag zur Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Archiv f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1867.*
16) **Morgan.** *Experimental studies on Echinoderm Eggs. Anat. Anzeiger Bd. 9. 1894.*
17) **Pflüger.** *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. 3 Abhandl. Archiv für die ges. Physiol. Bd. XXXIV. 1884.*

18) **Henry Potonié.** *Das Skelett der Pflanzen. Sammlung gemeinverständlicher, wissenschaftlicher Vorträge, Serie XVI. 1882.*
19) **Wilhelm Roux.** *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. I. Functionelle Anpassung. Leipzig 1895.*
20) *Derselbe. Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenks-Ankylose. 1885.*
21) *Derselbe. Ueber die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere.*
22) *Derselbe. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos im Ei und über die erste Theilung des Froscheies. Breslauer ärztliche Zeitschrift 1885.*
23) **Jul. Sachs.** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882.*
24) *Derselbe. Mechanomorphose und Phylogenie. Flora Bd. LXXVIII. 1894.*
25) **Oscar Schultze.** *Ueber die unbedingte Abhängigkeit normaler thierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verhandl. der anat. Gesellsch., 8. Versammlung.*
26) **Schwendener.** *Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. 1874.*
27) **Sedillot.** *De l'influence des fonctions sur la structure et la forme des organes. Comptes rendus de l'académie des sciences de Paris T. 59 pag. 539. 1864.*
28) **Herbert Spencer.** *Die Principien der Biologie. Bd. II. 1877. S. 274—283. S. 205—224 etc.*
29) **Vöchting.** *Ueber die Theilbarkeit und die Wirkung innerer und äusserer Kräfte auf Organbildung in Pflanzentheilen. Pflüger's Archiv Bd. XV. 1877.*
30) *Derselbe. Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Heft 1 u. 2. Bonn 1878 u. 1884.*
31) **G. Wetzel.** *Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikrosk. Anat. 1898.*
32) **Wilson.** *On cleavage and mosaik work. Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. III. 1896.*
33) **Julius Wolff.** *Das Gesetz der Transformation bei Knochen. 1892.*
34) *Derselbe. Ueber die innere Architektur der Knochen. Virchow's Archiv Bd. L. 1870.*
35) **H. E. Ziegler.** *Ueber Furchung unter Pressung. Verhandl d. anat. Gesellsch. 1894.*
36) *Derselbe. Untersuchungen über die Zelltheilung. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. 1895.*

# NEUNTES CAPITEL.

## Die äusseren Factoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

### 4. Das Licht.

Schon bei Besprechung der Irritabilität des Protoplasmas haben wir das Licht (I. Buch Seite 81) als eine wichtige Reizquelle kennen gelernt. Auch viele formative Processe vielzelliger Organismen stehen unter seiner Herrschaft. An manchen wachsenden Organen können auffällige Veränderungen sowohl durch Belichtung und durch Verdunkelung, als auch durch Verwendung von Strahlen verschiedener Brechbarkeit hervorgerufen werden.

Zu Experimenten auf diesem Gebiete sind Pflanzen viel geeignetere Objecte als thierische Organismen; sie reagiren viel leichter und intensiver als diese. Sie lehren uns an zahlreichen verschiedenartigen Beispielen auf das Unzweideutigste, dass man durch experimentelle Eingriffe den Ort, an welchem sich specifische Organe am Pflanzenkörper ausbilden sollen, willkürlich verändern und bestimmen kann, je nach der Richtung, in welcher man Lichtstrahlen einfallen lässt.

Als eines der lehrreichsten Beispiele sind die Prothallien der Farnkräuter zu nennen, wie aus den Experimenten von Leitgeb hervorgeht. Die Prothallien sind dünne, auf feuchter Erde wachsende Plättchen grüner Zellen, welche an ihrer der Erde zugekehrten Unterseite Wurzelfädchen, sowie weibliche und männliche Geschlechtsorgane (Archegonien und Antheridien) normaler Weise entwickeln. An ihnen gelingt es, durch künstlichen Eingriff nach Willkür zu bestimmen, ob die genannten Organe auf der oberen oder unteren Seite der Zellenplatte entstehen sollen.

Man verschafft sich, wie es zuerst Leitgeb gethan hat, das zum Experimentiren geeignete Material dadurch, dass man die Sporen eines feuchte Orte liebenden Farnkrautes, Ceratopteris thalictroides, auf die Oberfläche einer Nährstofflösung aussät. Man hat es dann in seiner Hand, die Prothallien, welche sich aus den Sporen als schwimmende Platten entwickeln, entweder von ihrer oberen oder unteren Seite zu beleuchten. Bei Beleuchtung von oben entstehen die Wurzeln, Antheridien und Archegonien wie unter normalen Verhältnissen an der unteren, beschatteten Fläche. Bei Einfall des Lichtes von unten

dagegen ändert sich das Verhältniss: „Die Prothallien wachsen in die Flüssigkeit hinein, dem einfallenden Lichte entgegen, krümmen sich aber, sobald sie die eigentliche Fläche zu entwickeln beginnen, so dass die eine Seite der letzteren senkrecht zum einfallenden Lichte gestellt wird.“ Beide Flächen verhalten sich jetzt in Bezug auf ihre Umgebung gleich, da sie beide von Wasser umspült werden. Nur in ihrer Beleuchtung besteht ein Unterschied und veranlasst, dass die Archegonien und die Wurzelfasern sich nun an der oberen oder der Schattenseite entwickeln.

In ähnlicher Weise lässt sich auch bei einigen Phanerogamen der Ort der Wurzelbildung durch die Richtung der Beleuchtung beeinflussen. Als geeignetes Versuchsobject ist von Vöchting eine kleine Cactee, Lepismium radicans, und von Sachs der Epheu empfohlen worden. Lepismium besteht aus breiten, plattgedrückten Stengeln mit flügelartig vorspringenden Kanten, die mit kleinen, schuppenartigen Blättchen bedeckt sind. Die Stengel kriechen auf der Erde hin oder erheben sich ein wenig über sie; in der Mitte ihrer unteren Seite

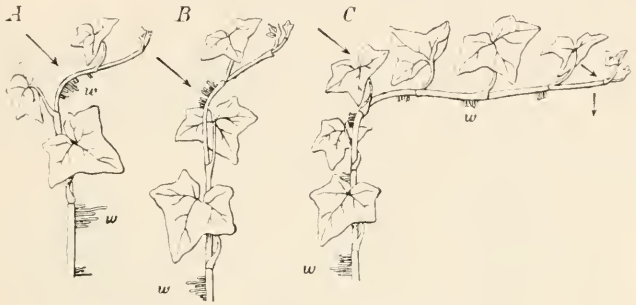



**Fig. 46. Epheuspross (Hedera Helix).** *A* Seit mehreren Tagen von der Rückenseite, *B* ebenso von der Bauchseite her beleuchtet; *C* ein späterer, aus *B* hervorgegangener Zustand. Nach Sachs Fig. 339.

erzeugen sie in Längsreihen angeordnete Luftwurzeln. „Die Untersuchung ergibt nun,“ wie Vöchting mittheilt, „dass die Wurzeln stets auf derjenigen Seite des Stengels gebildet werden, welche am schwächsten beleuchtet ist; nie auf derjenigen, welche vom direct einfallenden Licht getroffen wird. Bindet man die Zweige vertical und stellt sie so, dass die eine Seite vom Licht getroffen wird, so entstehen die Wurzeln auf der Schattenseite. Sind hier nun mehrere Wurzeln gebildet, und man kehrt die Pflanze um, so dass die frühere Schattenseite nunmehr zur beleuchteten wird, so werden die neuen Wurzeln wieder auf der Schattenseite erzeugt. Befestigt man Zweige so, dass sie horizontal vom Topfe abstehen und auf keiner Seite von einem beschattenden Gegenstand berührt werden — was durch geeignete Manipulation leicht zu erreichen ist — und lässt das Licht von oben einfallen, so entstehen die Wurzeln auf der Unterseite. Bringt man nun den Topf so an, dass die Zweige ihre horizontale Stellung behalten, jedoch von unten beleuchtet werden, so bilden sich die neu entstehenden Wurzeln auf der Oberseite.“

Ein genau entsprechendes Verhalten hat Sachs beim Epheu (Hedera, Fig. 46) festgestellt. Wenn unter normalen Verhältnissen

seine Zweige auf einer Unterlage hinklettern, entwickeln sich Haftwurzeln nur an der ihr zugekehrten Fläche, welche man als die untere bezeichnet und welche zugleich die beschattete ist. Das ist auch der Fall, wenn ein einzelner Zweig frei schwebend in horizontaler Richtung gezogen wird, so dass seine untere Fläche nach abwärts gekehrt ist. Dagegen wird die Wurzelbildung hier unterdrückt, sowie man längere Zeit das Licht auf sie einfallen lässt, und es entstehen unter diesen Bedingungen nun die Luftwurzeln auf der ursprünglichen Rücken- oder Lichtseite.

Nicht minder beweisend für den Einfluss des Lichtes sind die von Vöchting an Weidenzweigen ausgeführten Experimente. Unter der Rinde jähriger Zweige finden sich bei vielen Weidenarten Anlagen, welche unter geeigneten Bedingungen zu Wurzeln auswachsen. Dies geschieht aber nur auf der vom Licht abgewandten Seite; um zu erzielen, dass an einem Zweig ringsum die Anlagen zu Wurzeln auswachsen, muss man den betreffenden Abschnitt, an dem dies geschehen soll, mit einer schwarzen Hülse umgeben und dadurch vor der directen Einwirkung des Lichtes schützen.

Auch alle mit der Fortpflanzung der Gewächse zusammenhängenden Processe sind vom Licht oft ausserordentlich abhängig. Besonders die umfassenden Untersuchungen von Klebs haben uns auf diesem Gebiete mit interessanten Thatsachen bekannt gemacht. Als einen lehrreichen Fall wähle ich unter andern die Entwicklung von Funaria hygrometrica, einem kleinen, weitverbreiteten Laubmoos.

Sporen, die auf eine Nährlösung ausgesät werden, entwickeln zuerst, wie bei allen Lebermoosen, eine Art Vorkeim, das Protonema, welches einer Fadenalge sehr ähnlich aussieht und früher auch als eine solche angesehen wurde. An ihm entstehen erst nach einigen Wochen durch ungeschlechtliche Sprossung als eine zweite Geschlechtsgeneration die kleinen Moospflänzchen. Für ihre Entstehung ist aber eine nicht zu schwache Belichtung unbedingt nothwendig. Denn wenn man eine drei bis vier Wochen alte Cultur von kräftig gewachsenen Protonema „halbdunkel, z. B. im Hintergrunde eines sonst hellen Zimmers aufstellt, so treten an ihm keine Moosknospen auf, während dieselben an den am Fenster stehenden Culturen sich reichlich zeigen".

Klebs hat Culturen von Protonema zwei Jahre lang im Halbdunkel fortgezüchtet. Die Protonemafäden assimilirten und wuchsen in dieser Zeit fortgesetzt weiter, während sie unter normalen Verhältnissen zu Grunde gingen, nachdem sie Moospflänzchen erzeugt hatten. Es blieb hier also die sonst vergängliche Jugendform über die Zeit erhalten, weil sie durch mangelnde Intensität des Lichts verhindert war, die höher organisirte Geschlechtsform zu bilden.

Aehnliches ist auch bei einer Süsswasserfloridee, Batrachospermum, experimentell festgestellt worden.

Ganz anderer Art als in den bisher angeführten Fällen sind wieder die Veränderungen, welche Gegenwart oder Mangel des Lichts bei manchen Phanerogamen in der Structur einzelner Organe verursacht. Nach den Untersuchungen von Stahl, Geneau de Lamarlière, Keller etc. zeigen die Blätter von Schattenpflanzen eine etwas abweichende Structur von den Blättern von Pflanzen, die im Licht auf-

wachsen. Und dieselben Unterschiede kann man auch beobachten, wenn Individuen ein und derselben Pflanzenart an schattigen oder sonnigen Orten gezogen werden.

Die Blätter von stark beleuchteten Pflanzen (Sonnenpflanzen) haben ein Parenchym, zusammengesetzt aus zwei verschiedenen Zellenformen (Fig. 47). Die eine Form, das Pallisadenparenchym (*p*),

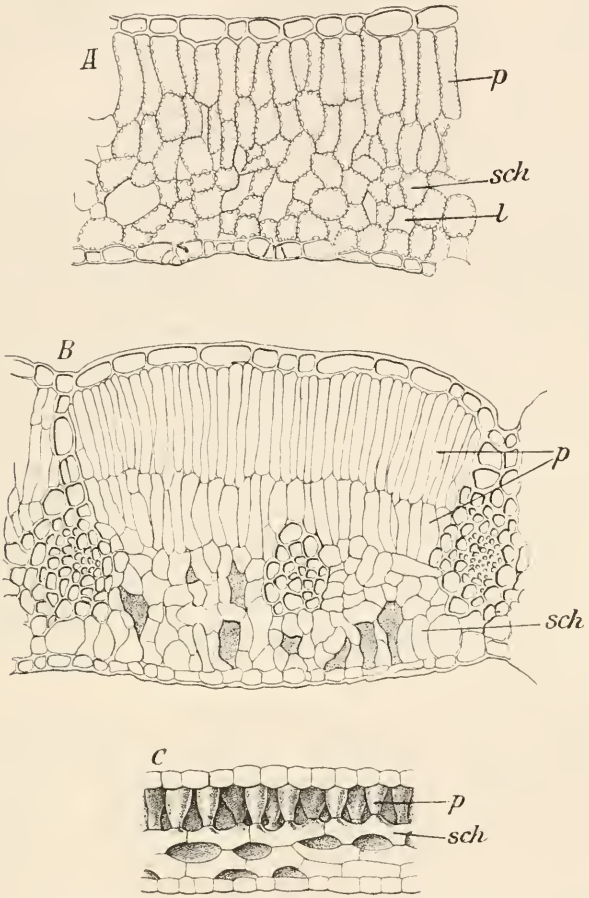



**Fig. 47.** *A* **Querschnitt durch ein Buchenblatt aus halb schattiger Lage.** *B* **Querschnitt durch ein Sonnenblatt der Buche.** *C* **Desgleichen durch ein Buchenblatt von sehr schattigem Standort.** Nach E. Stahl.
*p* Pallisadenparenchym. *sch* Schwammparenchym. *l* Intercellularlücke.

bildet an der nach oben gekehrten Fläche des Blattes eine besondere Schicht von gestreckten, cylindrisch geformten Zellen, die mit ihrer Längsachse senkrecht zur Blattoberfläche angeordnet sind. In den Pallisadenzellen bedecken die Chlorophyllkörner die längeren Seitenwandungen; sie nehmen also eine Profilstellung ein (s. I. Buch S. 86). Die zweite Gewebsform ist das Schwammparenchym (*sch*), zusammengesetzt aus mehr polygonalen oder parallel zur Blattoberfläche

etwas abgeplatteten Zellen. Sie erzeugen eine mehr oder minder dicke Schicht unter den Pallisadenzellen an der unteren Fläche des Blattes. Die Chlorophyllkörner nehmen die der Blattoberfläche parallelen Zellwände ein und befinden sich daher in En face- oder Flächenstellung. Die Chlorophyllkörner in den Pallisadenzellen werden von den Lichtstrahlen am stärksten getroffen; die Körner in den Schwammzellen nur von dem abgeschwächten Licht, welches noch von den darüber gelegenen Zellschichten durchgelassen wird. „Die Pallisadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellenform."

Durch vergleichendes Studium der Blattstructur hat Stahl gezeigt, dass die Blätter echter Schattenpflanzen, die auf Waldboden wachsende Oxalis acet., Mercurialis per. etc. aus Schwammparenchym aufgebaut sind. Die Blätter von Sonnenpflanzen dagegen, wie Galium verum, Distelarten etc., bestehen vorwiegend aus Pallisadenparenchym. Lactuca scariola hat an sonnigen Plätzen vertical gestellte Blätter mit Pallisadenzellen an beiden Flächen. An schattigen Orten wachsende Exemplare zeigen die Blätter horizontal ausgebreitet, in welchem Falle fast alles grüne Parenchym in flache Schwammzellen umgewandelt ist.

Was für erhebliche Unterschiede in der Blattstructur durch starke, mittlere und sehr schwache Belichtung zu Stande kommen können, dafür liefert eines der lehrreichsten Beispiele nach den Untersuchungen von Stahl die Buche, welche sich unter unseren Waldbäumen am meisten sehr verschiedenartigen Beleuchtungsbedingungen anzupassen vermag (Fig. 47). Es unterscheiden sich die Schattenblätter von den Sonnenblättern sowohl durch ihre geringere Grösse als auch durch ihre zartere Structur. „Es betrug bei zwei unter extremen Beleuchtungsbedingungen erwachsenen Blättern die Dicke des Sonnenblattes (Fig. 47 *B*) das Dreifache der Dicke des Schattenblattes (*C*). Betrachtet man die Querschnitte solcher Blätter, so würde man kaum glauben, die gleichnamigen Organe einer und derselben Pflanzenart vor sich zu haben."

„Im Sonnenblatt ist beinahe sämmtliches Assimilationsparenchym als Pallisadengewebe ausgebildet. An die Epidermis der Blattoberseite grenzt zunächst eine Schicht äusserst enger und hoher Pallisadenzellen; es folgen weiter nach innen noch ein oder zwei Lagen ähnlicher Zellen. Nur wenige Zellen des Blattinnern zeigen eine der Blattfläche parallele Ausdehnung; die überwiegende Mehrzahl der Chlorophyllkörner bedeckt die zur Blattfläche senkrechten Wände; verhältnissmässig nur wenige vermögen ihre Lage zu verändern — Flächenstellung mit Profilstellung umzutauschen."

„Das Schattenblatt (*C*) dagegen besteht ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen (*sch*). Die Zellen der obersten Zellschichten allein zeigen eine sich an die der Pallisadenzellen annähernde Form: sie sind zu Trichterzellen (*p*) ausgebildet. Die Betrachtung der beiden Blattquerschnitte (*B* und *C*) lehrt uns ausserdem, dass die Häute der Oberhautzellen verschiedene Dicke und die Intercellularräume verschiedene Grösse erreichen."

Zwischen den beiden Extremen (*B* und *C*) kommen je nach der Helligkeit der Standorte alle denkbaren Mittelstufen vor, von denen in Fig. 47 *A* eine dargestellt ist. Hier liegen unter der Epidermis an

der Blattoberseite zwei Reihen von Pallisadenzellen (*p*), unter ihnen folgt nach der Blattunterseite zu Schwammgewebe (*sch*).

Entsprechende Ergebnisse gewann G. DE LAMARLIÈRE bei seinen Experimentaluntersuchungen über den Einfluss der Beschattung und Belichtung auf die Entwicklung der Blätter. In der Sonne werden die Blätter dicker und gewinnen eine andere Structur, was sich in höchstem Grade bei Taxus baccata zeigte. Die Verdickung der Sonnenblätter betrug hier unter Umständen 50 bis 100% der Dicke der Schattenblätter. Sie war vor allen Dingen durch eine Vermehrung des Pallisadengewebes hervorgerufen worden, dessen Durchmesser bei Schattenblättern 135 $\mu$, bei Sonnenblättern 215 $\mu$ beträgt. Unter dem Einfluss starker Belichtung ist in vielen Fällen entweder eine zweite Pallisadenzellschicht oder ein dichteres Zellgewebe entstanden, welche beide den Schattenpflanzen fehlen.

Aehnliche Veränderungen der Structur durch das Licht lassen sich aus dem Pflanzenreich noch in grosser Anzahl zusammenstellen.

Dass im Thierreich das Licht auf die Entwicklung einzelner Organe hemmend oder fördernd einwirkt oder sogar Structuren verändert, ist hier schwieriger zu beobachten. Trotzdem fehlt es auch im Thierreich an beweisenden Beispielen nicht. Ueber einige berichtet LOEB in seinen Experimentaluntersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Organbildung bei Thieren:

Das Polypenstöckchen Eudendrium racemosum lässt sich in einem Seewasseraquarium gut cultiviren, verliert aber in den ersten Tagen „wahrscheinlich in Folge der mit dem Sammeln des Materials verbundenen Insulte“ alle Polypenköpfchen, die bald darauf von dem Stamm aus durch neue ersetzt werden. Bei diesem Regenerationsprocess spielt das Licht mit eine wesentliche Rolle, wie sich leicht nachweisen lässt, wenn man einen Theil der Stöckchen, welche die Polypen verloren haben, im Licht, einen anderen Theil im Dunkeln, aber sonst unter genau den gleichen Bedingungen cultivirt. Bei den belichteten Culturen entwickeln sich im Laufe von fünf Tagen zahlreiche neue Polypen, während im Dunkeln kein einziger in dieser Zeit gebildet wird. Selbst nach drei Wochen war noch keine Neubildung eingetreten; sie kann aber sofort noch hervorgerufen werden, wenn man die im Dunkeln gehaltenen Thiere jetzt gleichfalls ins Licht bringt. In der kurzen Zeit von fünf Tagen werden dann alle Stämmchen mit neu erzeugten Polypen bedeckt.

Aus anderen Versuchen geht hervor, dass durch Beleuchtung oder Mangel an Licht die Färbung der Körperoberfläche in hohem Maasse verändert werden kann. FLEMMING hat dies für Salamanderlarven, LOEB für Fundulusembryonen festgestellt.

Wenn man jüngere Salamanderlarven im Halbdunkel hält, so nehmen sie durch stärkere Pigmententwicklung eine dunklere Farbe an. Werden sie dagegen in weissen Porzellanschalen im Lichte gezüchtet unter sonst gleichen Verhältnissen (Zimmertemperatur, Fütterung mit Tubifex rivulorum etc.), so werden sie hell und gebleicht. Die Bleichung, welche sich nach FISCHEL auch im Dunkeln durch Erhöhung der Wassertemperatur auf 20° C. hervorrufen lässt, beruht auf einer Abnahme der Menge des Pigments. Nach den Angaben von FISCHEL, die FLEMMING bestätigt, „ist an den gebleichten Larven erstens das im Epithel enthaltene Pigment bedeutend an Menge ver-

mindert; zweitens sind die verästelten Pigmentzellen des Epithels nur selten mit Fortsätzen versehen, meist rund oder eiförmig zusammengezogen; drittens endlich sind die grossen, verästelten Pigmentzellen in der Cutis fast sämmtlich auf runde Formen contrahirt".

Ebenso wie bei den Salamanderlarven fällt die Pigmentirung von Fundulusembryonen verschieden aus, je nachdem man sie sich im Dunkeln oder im Licht entwickeln lässt. Im Lichte entstehen, besonders in der Haut des Dottersacks, zahlreiche schwarze und rothe Pigmentzellen, „welche auf die Blutgefässe kriechen und sie wie eine Scheide umhüllen". So gewinnen allmählich die Embryonen mit ihrem Dottersack ein ganz dunkles Aussehen. Bei der im Dunkeln gehaltenen Zucht dagegen bilden sich zwar im Körper des Embryo die Pigmentzellen, so im Pigmentepithel der Retina in normaler Weise aus; der Dottersack aber wird völlig hell und durchsichtig; denn es entstehen hier nur sehr wenige Pigmentzellen, die auch auf die Blutgefässe kriechen, aber anstatt wie bei den belichteten Embryonen eine fast lückenlose Scheide zu bilden, nur hier und da vereinzelt auftreten. In den Maschen zwischen den Gefäfsen fehlen sie gegen das Ende der Entwicklung überhaupt.

Dauernder, vollständiger Lichtmangel ist der Pigmentbildung ungünstig. Ein Höhlenthier, wie Proteus anguineus, der Bewohner der Adelsberger Grotte, ist daher vollkommen farblos. Er wird aber durch Pigmentbildung wieder etwas dunkler, wenn er im Aquarium bei Lichtzutritt gezüchtet wird (Eimer).

Auf die organischen Processe, und dadurch auch auf die Gestaltbildung, üben die stärker brechbaren, die ultravioletten und die blauen Strahlen des Spectrums einen anregenden Einfluss aus, während die schwächer brechbaren, rothen Strahlen in ihrer Wirkung dem völligen Mangel des Lichtes gleich kommen. Es gilt dies wieder sowohl von Pflanzen wie von Thieren.

Sachs züchtete Jahre lang Pflanzen von Tropaeolum maius in halbgeschlossenen Kästen, deren eine Seite, von welcher allein Licht einfallen konnte, mit einer gläsernen Cuvette geschlossen war. In der Hälfte der Kästen wurde die Cuvette mit reinem Wasser, in der anderen Hälfte mit einer Lösung von schwefelsaurem Chinin gefüllt, durch welches die ultravioletten Strahlen durch Fluorescenz in Strahlen geringerer Brechbarkeit umgewandelt werden. Es zeigte sich bei den Versuchen, dass in den Fällen, wo das Licht durch die Chininlösung ging, die Blüthenbildung unterdrückt wurde; denn von 26 Pflanzen eines Versuches bildete nur eine einzige eine verkümmerte Blüthe, während bei normaler Beleuchtung von 20 Pflanzen 56 Blüthen entwickelt wurden.

Ein analoges Ergebniss erhielt Loeb bei entsprechenden Versuchen mit dem schon oben erwähnten Eudendrium racemosum. Er belichtete die Stöckchen durch Strahlen, welche entweder durch rothe oder durch blaue Glasscheiben durchgehen mussten. Wieder zeigte es sich ausnahmslos, „dass nur die stärker brechbaren (blauen) Strahlen die Polypenbildung begünstigen, während die weniger brechbaren (rothen) Strahlen wie die Dunkelheit wirken". Die in blauem Licht neugebildeten Polypen gingen sogar nachträglich noch zu Grunde, wenn sie in rothes Licht gebracht wurden.

### 5. Die Temperatur.

Die organischen Gestaltungsprocesse werden durch Temperaturunterschiede in noch höherem Maasse als durch das Licht beeinflusst, so vor allen Dingen und in der auffälligsten Weise die Geschwindigkeit des Wachsthums. Durch eine systematisch durchgeführte Untersuchung habe ich für die Eier von Rana fusca und Rana esculenta nachgewiesen, wie ein bestimmtes Stadium der Entwicklung für jeden Temperaturgrad eine verschiedene, genau normirte Zeitdauer zu seiner Vollendung gebraucht, und wie in Folge dessen durch Erhöhung und Erniedrigung der Temperatur die allergrössten Entwicklungsdifferenzen hervorgerufen werden können.

Zur Veranschaulichung des Verhältnisses diene Fig. 48. Sie zeigt uns vier Froscheier, die seit der Vornahme der künstlich ausgeführten Befruchtung genau drei Tage alt, dabei aber in ihrer Entwicklung sehr ungleich weit vorgerückt sind. Denn das erste Ei hat eben die Gastrulation beendet, das zweite hat die Medullarplatte entwickelt, deren Ränder sich als Medullarwülste über die Oberfläche deutlich zu erheben beginnen. Das dritte hat sich schon zur Länge von 5 mm gestreckt. Hinten ist das Schwanzende, vorn der Kopf abgesetzt, an welchem sich die Haftnäpfe bereits angelegt haben und die Kiemen als kleine Höcker hervorsprossen. Der vierte Embryo hat im Vergleich zum dritten eine Längenzunahme von 2,5 mm erfahren; ist also jetzt 7,5 mm lang geworden. Die Kiemhöcker sind zu ansehnlichen Büscheln ausgewachsen; der 3,5 mm lange Ruderschwanz hat sich in einen aus Chorda, Rückenmark und vielen Muskelsegmenten zusammengesetzten Axentheil und in einen dünnen, durchsichtigen Flossensaum gesondert.

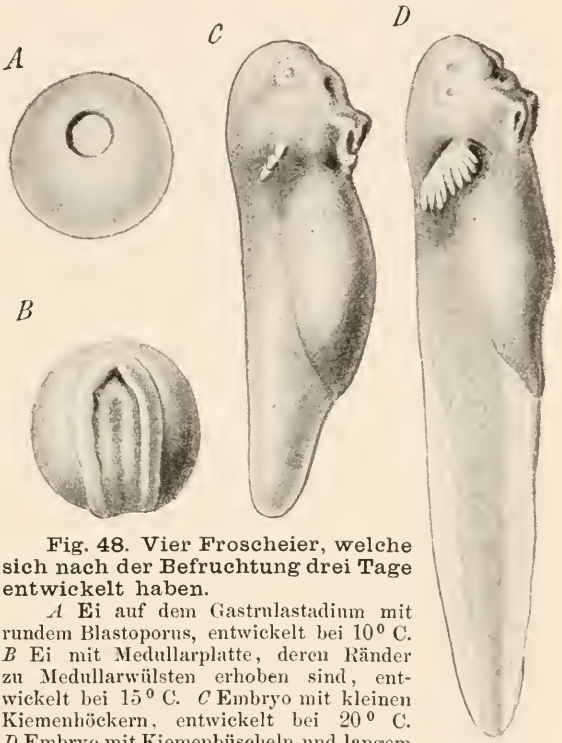



**Fig. 48. Vier Froscheier, welche sich nach der Befruchtung drei Tage entwickelt haben.**

*A* Ei auf dem Gastrulastadium mit rundem Blastoporus, entwickelt bei 10° C. *B* Ei mit Medullarplatte, deren Ränder zu Medullarwülsten erhoben sind, entwickelt bei 15° C. *C* Embryo mit kleinen Kiemenhöckern, entwickelt bei 20° C. *D* Embryo mit Kiemenbüscheln und langem Ruderschwanz, entwickelt bei 24° C.

Die erheblichen Differenzen in der Entwicklung der vier Eier sind einzig und allein dadurch hervorgerufen worden, dass das erste sich bei einer constanten Wassertemperatur von 10° C., das zweite bei 15° C., das dritte bei 20° C. und das vierte bei 24° C. entwickelt hat. Um das Stadium, welches bei 24° C. schon am Ende des dritten

Tages eintritt, zu erreichen, braucht das Ei von Rana fusca bei 10° C. 13—14 Tage, bei 15° C. 7 Tage, bei 20° C. 4 Tage.

Aber nicht nur die Zeitdauer des Entwicklungsprocesses, auch seine Form kann in dieser und jener Weise durch die Wirkung der Temperatur verändert werden.

Für manche Pflanzen- und Thierarten ist durch Experimente festgestellt, dass extreme Temperaturunterschiede zur Folge haben, dass sich aus einer Anlage entweder nur die männliche oder nur die weibliche Form entwickelt.

Melonen und Gurken, welche an demselben Stamme männliche und weibliche Blüthen erzeugen, entwickeln bei hoher Temperatur nur die männliche, im Schatten und bei Feuchtigkeit dagegen nur die weibliche Form.

Pendants zu den bei manchen Pflanzen erhaltenen Versuchsergebnissen finden sich auch auf thierischem Gebiet. Der französische Experimentator Maupas ist bei Versuchen über die Bestimmung des Geschlechts zu sehr lehrreichen Ergebnissen bei Hydatina senta, einer Rotatorie, gelangt. Unter gewöhnlichen Verhältnissen legen manche Weibchen von Hydatina nur Eier, welche wieder Weibchen hervorbringen; andere Individuen dagegen nur Eier, aus welchen sich ausschliesslich Männchen entwickeln. Der Experimentator kann indessen durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur zur Zeit, wenn bei jungen Thieren die Eibildung im Eierstock im Gang ist, bestimmen, dass sich die Entwicklungsrichtung später zum männlichen oder weiblichen Typus vollzieht. Nach dieser Zeit ist dann allerdings der Charakter des Eies weder durch Ernährungsweise, noch durch Licht oder Temperatur abzuändern.

In einem Experiment, bei welchem fünf noch nicht erwachsene Weibchen von Hydatina bei Zimmertemperatur (26—28° C.) gehalten wurden, erhielt Maupas unter 104 Eiern nur 3%, welche sich zu Weibchen entwickelten, dagegen von fünf anderen Weibchen derselben Zucht, die in einen Kälteapparat gebracht wurden (14—15° C.), nicht weniger als 95%. In einer anderen Versuchsserie wurden junge Thiere zuerst einige Tage bei niederer, alsdann bis zum Tode bei höherer Temperatur gezüchtet. Im ersten Zeitraum bringen sie fast ausschliesslich Weibchen (76%), im zweiten Zeitraume Männchen hervor (81%).

Die von Maupas gewonnenen Ergebnisse haben kürzlich durch Nussbaum eine andere Deutung erfahren, indem er die Entwicklung des männlichen oder des weiblichen Geschlechts nicht durch die im Experiment gesetzten Temperaturunterschiede, sondern durch gleichzeitig in den Zuchtgefässen eintretende Veränderungen in den Ernährungsbedingungen der Rotatorien verursacht sein lässt. Zur Entscheidung der Frage werden noch weitere Versuche abzuwarten sein. Denn jedenfalls ist die Ernährung ein Factor, welcher bei den Versuchen über Bestimmung des Geschlechts mit in erster Linie zu beachten ist.

Sehr zu Abänderungen geneigt in Folge von Temperaturdifferenzen sind die auf verschiedenartigen Pigmenten beruhenden Färbungen im thierischen Körper. Hier liegt ein für experimentelle Untersuchungen sehr geeignetes und lohnendes Gebiet vor. Verschiedene Untersuchungen, welche von Fischel und Flemming, von Dorfmeister, Weismann und Fischer ausgeführt wurden, haben schon manche interessante Ergebnisse zu Tage gefördert.

Von Fischel und Flemming wurden Larven von Salamandra maculata in zwei Gruppen getrennt; die eine von ihnen wurde in fliessendem Wasser von 5—7° Temperatur, die andere in stehendem Wasser bei einer Temperatur von 15—18° gezüchtet. Bei ersteren nahm die Haut ein immer dunkleres, schwärzliches Aussehen an; die Wärmelarven dagegen wurden zusehends heller. „Der früher schwarze Grundton der Farbe wird zunächst ein goldbrauner; am ganzen, früher gleichmässig schwarzen Rumpfe treten helle Flecke hervor; am dritten Tage wird der Grundton mehr gelblich, besonders am Kopfe. In diesem Stadium verharren die Larven meist längere Zeit; es kann dieses Stadium auch wochenlang andauern; gewöhnlich jedoch sind die Larven nach längstens zwei Wochen ganz hell."

Wenn die während längerer Zeit in kaltem oder in warmem Wasser gezüchteten Larven nachträglich noch in Wasser von höherer oder niederer Temperatur gebracht werden, so tritt jetzt zwar auch noch eine entsprechende Umfärbung, aber viel langsamer und in viel geringerem Grade ein. Fischel schliesst hieraus, dass bei Salamanderlarven in „jungen Stadien eine weit lebhaftere Reaction des Pigments auf äussere Reize hin stattfindet, dass ferner die durch Wärme oder Kälte hervorgerufene verschiedene Pigmentirung keinen bloss dem momentanen Reize der verschiedenen Temperaturen entsprechenden vorübergehenden Zustand darstellt, sondern dass sie sich allmählich stabilisirt und daher um so schwerer veränderlich ist, je länger sie bestanden hat". Wärme und Kälte vermögen also die Färbung dauernd zu beeinflussen.

Die interessantesten Versuchsobjecte für das Studium der Temperatureinflüsse liefern unstreitig die Schmetterlinge mit ihren prachtvollen, charakteristischen Färbungen. Es gibt unter ihnen eine grössere Anzahl von Arten, welche unter zwei oder drei verschieden gefärbten und gezeichneten Formen vorkommen. Die eine von ihnen entwickelt sich aus Puppen, die überwintert haben, die andere aus Puppen, welche ihre ganze Entwicklung aus dem Ei, sowie auch die Raupen- und Puppenmetamorphose in den Frühjahrs- und Sommermonaten durchmachen. Die erste oder die Winterform hat daher ihre Flugzeit im Frühjahr, die letztere oder die Sommerform im Sommer und Herbst. Beide Formen sind bei einzelnen Arten so verschieden von einander, dass sie als besondere Species beschrieben worden sind, bis die Cultur der einen Form aus den Eiern der andern gelang.

Die Erscheinung, dass eine Art in zwei Formen auftritt, die mit der Jahreszeit variiren, hat man als Saisondimorphismus bezeichnet. Man kennt einen solchen von Vanessa, von Papilio Ajax, Autocharis, Lycaena, von verschiedenen Pierisarten etc. Ihre Winterformen werden als Vanessa Levana, Papilio Ajax Telamonides, Autocharis Belia, Autocharis Belemia, Lycaena Polysperchon, Pieris Bryoniae beschrieben; die zu ihnen gehörenden Sommerformen sind Vanessa prorsa, Papilio Ajax Marcellus, Autocharis Ausonia, Autocharis glauca, Lycaena Amyntas, Pieris Napi.

Durch künstliche Veränderung der Temperatur gelang es nun, wie Dorfmeister, Weismann und Fischer durch ausgedehnte Experimente nachgewiesen haben, aus der Puppe, welche die Sommerform liefern sollte, die Winterform oder wenigstens Zwischenformen zwischen ihnen, welche allerdings in der Natur gewöhnlich nicht gefunden werden, künstlich zu züchten.

Weismann hat Puppen von Vanessa prorsa vier Wochen lang bei einer Temperatur von 0—1° R. aufgehoben. Als sie dann in Zimmertemperatur gebracht wurden, erhielt er unter den ausgeschlüpften Schmetterlingen eine kleine Anzahl von Exemplaren, welche in ihrer Färbung so umgewandelt worden waren, dass man sie für die echte V. levana hätte nehmen können; nur wenige glichen der Sommerform, die meisten stellten Uebergänge zwischen V. levana und V. prorsa dar und glichen mehr oder minder der sogenannten Prorima, „einer zuweilen auch im Freien beobachteten Zwischenform, welche mehr oder weniger noch die Zeichnung von Prorsa besitzt, aber bereits mit vielem Gelb der Levana vermischt". Bei Pieris Napi hatte Weismann noch durchgreifenderen Erfolg. Durch dreimonatliche Abkühlung konnte er alle Exemplare der Sommerform in die Winterform (var. Bryoniae) überführen. Dagegen gelang es ihm nicht, die Wintergeneration von Vanessa zur Annahme der Sommerform zu zwingen.

Noch umfassender, weil mit Tausenden von Puppen ausgeführt, sind die von Fischer vorgenommenen Experimente. Durch Kälte erhielt er von Vanessa antiopa L. die Varietät artemis. Von Vanessa io die Varietät Fischeri, von Papilio Machaon eine Abart, die der Wintergeneration entsprach. Ebenso liessen sich durch höhere Temperaturen von 34—38° C. Veränderungen in der Zeichnung und Färbung hervorrufen; so lieferte Vanessa urticae eine Abart, die der in Sicilien vorkommenden var. ichnusa gleicht; Vanessa antiopa ergab die Varietät epione etc.

Auf Grund derartiger Experimente liegt der Schluss nahe, dass die verschiedenen Varietäten, unter denen einzelne Schmetterlingsarten in der nördlichen, in der gemässigten und in der heissen Zone auftreten, direct durch die Einwirkung des Klimas auch in der freien Natur entstanden sind. Eimer, welcher dieser Ansicht ist, führt zu ihren Gunsten noch folgende erläuternde Beispiele auf.

„Der bei uns so gemeine Bläuling, Polyommatus Phlaeas, welcher von Lappland bis Sicilien vorkommt, hat in Lappland nur eine Generation im Jahr, in Deutschland zwei. Aber erst in Süddeutschland sind diese beiden Generationen verschieden — in Deutschland sind sie sich noch gleich."

„Ein anderer Bläuling, Lycaena Agestis, hat eine doppelte Jahreszeitenabartung: der Schmetterling kommt in dreierlei Gestalt vor. A und B wechseln in Deutschland mit einander ab als Winter- und Sommerform. B und C dagegen folgen in Italien als Winter- und Sommerform auf einander. Die Form B kommt also beiden Klimaten zu, aber in Deutschland tritt sie als Sommer-, in Italien als Winterform auf. Die deutsche Winterform A aber fehlt Italien vollständig, die italienische Sommerform dagegen (var. Allous) kommt in Deutschland nicht vor. Damit ist also deutlich eine kleine Kette von offenbar durch klimatische Verhältnisse veranlassten Umbildungen gegeben."

### 6. Chemische Reize.

Auf den Ablauf der zahllosen chemischen Processe, die für die Lebensthätigkeit der verschiedenen Gewebe charakteristisch sind und welche eine grosse Fülle eigenthümlicher und complicirter Körper, wie Glutin, Elastin, Chondrin, Mucin, Melanin, Myosin, Myelin etc. etc. erzeugen, kann es natürlich nicht gleichgiltig sein, welche festen,

flüssigen und gasförmigen Stoffe, und in welcher Menge sie in das chemische Laboratorium des Organismus eingeführt werden. Denn je nachdem wird dieser oder jener chemische Process im Organismus eine Abänderung erfahren können. Und hierdurch können wieder Wachsthums- und Gestaltungsprocesse in Mitleidenschaft gezogen werden. Daher bilden denn chemische Körper in festem, flüssigem oder gasförmigem Zustand mit ihren eigenthümlichen Kräften ebenfalls wichtige, ausserordentlich mannigfaltige Reize, welche gleich den mechanischen, thermischen etc. die Gestaltbildung und Entwicklungsweise bei Pflanzen wie bei Thieren direct beeinflussen.

### a. Beeinflussung bei Pflanzen.

Es ist bekannt, wie die im Boden enthaltenen Nährstoffe das Wachsthum vieler Pflanzen modificiren, wie manche Arten auf einem fetten oder zu stark gedüngten Boden in's Kraut schiessen, aber dabei nicht zur Blüthen- und Fruchtbildung gelangen. „Alle Blumenzüchter sind," wie Darwin anführt, „einstimmig der Ansicht, dass gewisse Varietäten durch sehr unbedeutende Differenzen in der Natur der künstlichen Erde, in welcher sie gezogen werden, durch den natürlichen Boden des Districts afficirt werden."

Ohne geringe Spuren von Eisensalzen zum Beispiel ist eine normale Entwicklung chlorophyllhaltiger Pflanzen nicht möglich. Wird ein keimendes Pflänzchen in einer eisenfreien Nährstofflösung gezüchtet, so macht sich schon in wenigen Tagen die von Gries nachgewiesene Erscheinung der Chlorose bemerkbar. Die zur Entfaltung gelangenden Blätter bleiben weiss, weil in ihren Zellen keine Chlorophyllkörner gebildet werden. Da nun aber ohne Chlorophyll der ganze Assimilationsprocess der Pflanze nicht vor sich gehen kann, hören schliesslich alle Keimpflänzchen, die in eisenfreier Nährstofflösung gezüchtet werden, auch wenn in ihr sonst alle zum Wachsthum nöthigen Stoffe reichlich vorhanden sind, überhaupt ganz zu wachsen auf und müssen so nach einiger Zeit zu Grunde gehen. Es genügt jedoch, Spuren eines löslichen Eisensalzes zur Nährlösung nachträglich hinzu zu setzen, um schon nach 48 Stunden ein Ergrünen der Blätter und damit auch die Möglichkeit weiterer Entwicklung hervorzurufen. Ebenso ergrünt auch bald das chlorotische Blatt, wenn man seine Oberfläche mit einer dünnen Eisenvitriollösung bestreicht, die allmählich von den Zellen aufgenommen wird.

Durch Beimengung bestimmter Substanzen zur Nährflüssigkeit kann man manche Pflanzen zu abweichender Gestaltbildung veranlassen. So berichtet Knop in den Schriften der sächsischen Akademie über Experimente an Maispflanzen, die in einer Nährflüssigkeit gezüchtet wurden, welche unterschwefelsaure Talkerde enthielt. Die Pflanzen brachten es bis zur Entwicklung eines Blüthenstandes. Dieser wich indessen in Folge der veränderten Ernährungsweise der Keimpflanzen vom normalen Habitus so erheblich ab, dass Knop sich zu folgender Bemerkung veranlasst sah: „Fasst man die Eigenthümlichkeiten der neuen Pflanze in den Ausdrücken der üblichen Terminologie zusammen und vergleicht die Diagnose mit der der Gattung Zea, so findet man die Abweichung so stark, dass man sie dieser Gattung nicht mehr einreihen kann."

Nach Lesage macht die Nähe des Meeres und die Benetzung mit Salzlösungen die Blätter der Pflanzen fleischiger, bringt das Pallisadenparenchym zur Entwicklung und vermindert die Vacuolen und das Chlorophyll.

„Die normal erst im zweiten Jahre blühende Runkelrübe geht auf einem stark mit Phosphaten gedüngten Boden häufig schon im ersten Jahre zur Blüthenbildung über" (Sachs).

### b. Beeinflussung bei Thieren.

Noch zahlreichere und mannigfaltigere Beispiele liefern uns die Thiere.

Bekannt sind die mit Phosphor und Arsen angestellten, interessanten Experimente von Wagner, Gies und Kassowitz. Kleinste, täglich verabreichte Gaben von Phosphor (0,0015 g) oder von Arsen (0,0005—0,001 g) rufen in der kürzesten Zeit erhebliche Veränderungen im Knochenbildungsprocesse hervor, welche sich überall da zeigen, wo Knochensubstanz neu gebildet wird, sowohl an den Epiphysen als am Periost. Es wird die normale Einschmelzung des verkalkten Knorpels und der jüngsten Knochentheile eingeschränkt. An den Epiphysen wird anstatt spongiöser Knochensubstanz eine ziemlich compacte, eigenartig modificirte Knochenschicht erzeugt, an welcher man auf den ersten Blick einen normal entwickelten, von einem unter Phosphor- oder Arsenfütterung entstandenen Knochen unterscheiden kann. Durch periostale Auflagerungen wird die Diaphyse dicker, zumal da auch die von Seiten des Markraums erfolgende Resorption von Knochensubstanz abgenommen oder ganz aufgehört hat. Ja es kann sogar durch längere Zeit fortgesetzte Fütterung bei Hühnern das Mark der Röhrenknochen in Knochengewebe umgewandelt werden.

Durch Entziehung des zur Skelettbildung erforderlichen Kalks kann man ebenfalls formative Processe abändern. Solche Versuche haben Pouchet und Chabry mit Erfolg an Seeigeleiern ausgeführt, welche sie sich in kalkfreiem Meerwasser entwickeln liessen. In Folge dessen konnten beim Uebergang der Gastrula in die Pluteusform die Kalknadeln, welche sich zum Skelett der Arme verbinden, wegen mangelnden Baumaterials nicht gebildet werden. Die unterdrückte Entwicklung des Skeletts ist dann wieder die Ursache geworden, dass auch das weiche Gewebe der Arme ebenfalls nicht zur Anlage gekommen ist. „Kaum zeigte eine unbedeutende Verdickung des Ektoderms — bemerken die französischen Forscher — eine schwache Tendenz des äusseren Blattes an, für die Arme noch einige Zellen mehr zu erzeugen."

In dasselbe Gebiet der Veränderung thierischer Formbildung durch stoffliche Einwirkungen rechne ich eine Reihe bemerkenswerther Erscheinungen, welche uns hie und da auf dem Gebiet der Biologie der Thiere entgegentreten und welche theils in neuerer Zeit durch Schmankewitsch und Koch, durch Grassi und Emery beobachtet, theils aus der älteren Literatur durch Darwin zusammengestellt worden sind.

Schmankewitsch hat Artemia salina mehrere Generationen hindurch gezüchtet, indem er allmählich den Salzgehalt des Wassers erhöhte. Er konnte auf diese Weise bei den gegen Salzgehalt ungemein empfindlichen Thieren Veränderungen an den Schwanzborsten

und Schwanzlappen hervorrufen, bis schliesslich eine Form entstand, welche der Artemia Mühlhausenii genau entsprach. Ebenso konnte er durch Verdünnung des Salzwassers die Artemia salina in einer anderen Richtung verändern und allmählich in die Form Branchipus umwandeln.

Einen ähnlichen Fall von der Entwicklung veränderten Salzgehaltes auf die Schalenbildung von Muscheln berichtet Costa. Junge, von den Küsten von England genommene Austern, wenn sie in das Mittelländische Meer versetzt werden, verändern alsbald ihre Wachstumsweise und bilden vorragende divergirende Strahlen, wie sie den Schalen der eigentlichen Mittelmeer-Austern eigenthümlich sind.

Dankbare Objecte für Fütterungsexperimente sind die Raupen der Schmetterlinge. Es ist eine bekannte, besonders durch Experimente von dem Lepidopterologen Koch festgestellte Thatsache, „dass wenn man die Raupe unseres deutschen Bären (Chelonia caja) schon vom Ei aus bis zur Verwandlung mit Blättern von Lactuca sativa oder Atropa belladonna füttert, alsdann von den daraus hervorgegangenen Schmetterlingen keiner dem ursprünglichen mehr gleicht. In der Regel erzielt man an mit Salat gefütterten Raupen Exemplare, bei welchen die weisse Grundfarbe der Oberflügel vorherrscht; die Tollkirsche lässt öfters die braunen Zeichnungen auf den Oberflügeln zusammenfliessen und das Weisse verschwinden, ebenso vereinigen sich die blauen Zeichnungen auf den Unterflügeln und verdrängen die orangegelbe Grundfarbe". In ähnlicher Weise konnte Koch bei anderen Arten, wie dem Wegerichspinner (Chelonia plantaginis) und dem Föhrenspinner (Gastrophaga pini) Veränderungen in der Färbung erzielen.

Zieht man ausser diesen Experimenten noch die Thatsache in Betracht, dass „zahlreiche, sehr wenig verschiedene, verwandte Vanessaarten, so Vanessa polychloros, xanthomelas, album und urticae ihre Eier an verschiedene Futterpflanzen ablegen", so ist die Ansicht von Eimer nicht unbegründet: „es seien viele neue Schmetterlingsarten wohl dadurch entstanden, dass Raupen sich zu irgend einer Zeit einem Futterwechsel anzubequemen gezwungen waren".

Auch für die Classe der Vögel liegt eine Anzahl ähnlicher Erfahrungen vor, welche Darwin gesammelt hat.

„Die Fütterung mit Hanfsamen wird die Ursache, dass Gimpel und gewisse andere Vögel schwarz werden. Nach den Angaben von Wallace füttern die Eingeborenen des Amazonenstromgebietes den gemeinen grünen Papagei (Chrysotis festiva) mit dem Fett grosser welsartiger Fische, und die so behandelten Vögel werden wundervoll mit rothen und gelben Federn gefleckt. Im malayischen Archipel verändern die Eingeborenen von Gilolo in einer analogen Weise die Farben eines anderen Papageis, nämlich des Lorius garulus, und produciren hierdurch den Lori rajah oder Königs-Lori. Werden diese Papageien auf den malayischen Inseln und in Südamerika von den Eingeborenen mit ihrem natürlichen vegetabilischen Futter, wie Reis und Pisang gefüttert, so behalten sie ihre gewöhnlichen Farben.

Mr. Wallace hat auch einen noch eigenthümlicheren Fall angeführt: „Die Indianer von Südamerika besitzen eine merkwürdige Kunst, durch welche sie die Farben der Federn vieler Vögel verändern. Sie rupfen diejenigen von den Theilen, die sie zu färben wünschen, aus und impfen in die frische Wunde die milchige Secretion

der Haut einer kleinen Kröte. Die Federn wachsen nun mit einer brillanten, gelben Farbe, und werden sie ausgerupft, so sollen sie von derselben Farbe wieder wachsen, ohne irgend einen frischen Eingriff."

Nahrungseinflüsse werden um so leichter tiefere Veränderung hervorzurufen im Stande sein, auf je früheren Stadien der Entwicklung aus dem Ei sie einen Organismus treffen. Als Belege hierfür seien die Bienen, Termiten und Ameisen angeführt. Ich bin vollkommen der Ansicht von Emery, Grassi, Herbert Spencer etc., dass der bei diesen Thierstaaten beobachtete Polymorphismus der Individuen (Fig. 49) lediglich direct durch die äusseren Einflüsse hervorgerufen worden ist, welchen die Eier in Bezug auf Wohnung und Nahrung während ihrer Entwicklung ausgesetzt werden.

Nach den zahlreichen Beobachtungen und Experimenten der Bienenzüchter sind die befruchteten Eier der Bienenkönigin fähig, sowohl Arbeiterinnen als wieder Königinnen zu werden. Es hängt dies lediglich davon ab, in welche Zellen des Bienenkorbes die Eier gebracht und in welcher Weise sie ernährt werden. In besonders grossen Zellen (Weichselwiegen) und bei reichlicher Ernährung werden sie zu Königinnen, bei knapper Kost in engeren Zellen zu Arbeiterinnen. Es können sogar nachträglich Larven von Arbeiterinnen durch reichlicheres Futter, wenn es noch zeitig genug geboten wird, in Königinnen umgewandelt werden.

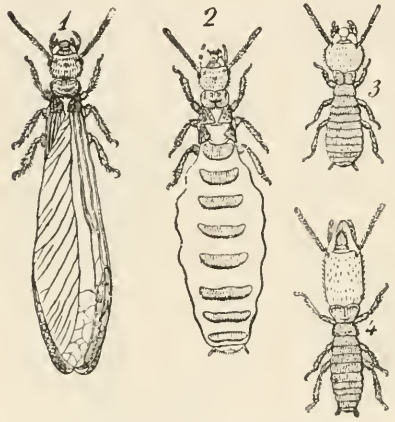



**Fig. 49. Termes lucifugus.**
*1* Geflügeltes Geschlechtsthier. *2* Weibchen nach Verlust der Flügel mit Resten derselben. *3* Arbeiter. *4* Soldat. Aus Leunis-Ludwig.

Auch für die Termiten (Fig. 49) ist dem italienischen Zoologen Grassi der Nachweis gelungen, dass sie es in ihrer Macht haben, die Zahlenverhältnisse der Arbeiter und Soldaten zu reguliren und letztere je nach Bedürfnis zu züchten, ebenso wie sie die Geschlechtsreife anderer Individuen durch eine entsprechende Nahrung zur Erzeugung von Ersatzgeschlechtsthieren beschleunigen können.

In ähnlicher Weise erklärt Emery die Arbeiterbildung bei den Ameisen „aus einer besonderen Reactionsfähigkeit des Keimplasmas, welches auf die Einführung oder auf den Mangel gewisser Nährstoffe durch raschere Ausbildung gewisser Körpertheile und Zurückbleiben anderer in ihrer Entwicklung antwortet. Arbeiternahrung muss die Kiefer- und Gehirnentwicklung gegen die der Flügel und der Geschlechtstheile bevorzugen, Königinnennahrung umgekehrt". Zwischen der Verkümmerung der Geschlechtsdrüsen und der stärkeren Ausbildung des Kopfes findet eine Correlation statt, geradeso wie bei den Wirbelthieren zwischen der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und manchen secundären Sexualcharakteren. Ganz passend hat daher Emery die Verschiedenheit der Individuen bei Termiten, Bienen und Ameisen als Nahrungspolymorphismus bezeichnet.

Nach unserer Erklärung lässt sich auch recht gut die durch sorgfältige Beobachter (Ch. Darwin, Emery etc.) festgestellte Thatsache verstehen, dass bei manchen Arten der Ameisen die verschiedenen extremen Individuen durch Zwischenformen allmählich in einander übergehen (viele Myrmiciden, die meisten Camponotiden, Azteca). Uebergänge finden sich sowohl in Bezug auf die Grössenverhältnisse, als auch hinsichtlich der Verkümmerung der Geschlechtsorgane und auch hinsichtlich der sehr verschiedenen Structur ihrer Kiefer etc. Sie erklären sich, wie Spencer mit Recht hervorhebt, dadurch, dass die Entziehung der Nahrung bei allen Eiern nicht zur selben Zeit während ihrer Entwicklung stattgefunden hat.

Wie in den angeführten Beispielen normale Formwandlungen, so lassen sich endlich auch ganz charakteristische Monstrositäten erzielen, wenn bestimmte chemische Substanzen oft in ganz minimalen Quantitäten auf Eier, namentlich in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung, einwirken.

Der Zoologe Herbst hat durch Zusatz geringer Mengen von Lithiumsalz zum Meerwasser aus den befruchteten Eiern eines Seeigels, des Sphaerechinus granularis, eigenthümlich gestaltete Lithiumlarven, wie er sie nennt, erhalten (Fig. 50). Die Eigenthümlichkeit ihrer Entwicklung besteht darin, dass der Bezirk der Keimblase, welcher zum Darm wird (*ua*), sich in Folge der Einwirkung des Lithiumsalzes nicht in die Blastulahöhle einstülpt, sondern geradezu in entgegengesetzter Richtung nach aussen als Fortsatz hervorwächst. Werden die Larven zu geeigneter Zeit in reines Meerwasser zurückgebracht, so bleibt der Darm nach aussen hervor gestülpt, der übrige Körpertheil aber beginnt die für die Pluteusform charakteristischen Veränderungen zu erleiden und die Arme, den Wimperring, Mesenchym und Kalknadeln zu entwickeln. Um die Reaction zu erzielen, muss das Salz auf die Eier während der ersten Entwicklungsstadien einwirken; Eier, welche auf späteren Furchungsstadien oder als junge Blastulae noch in der Eihülle in die Lithiummischung gebracht werden, erleiden nicht mehr die oben beschriebene Veränderung.

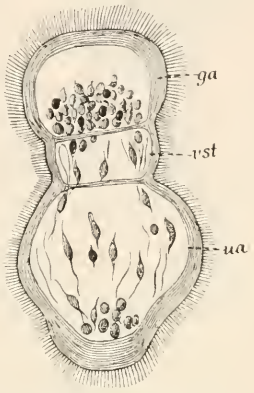



**Fig. 50. Larve von Echinus mikrotuberculatus**, welche in Meerwasser, dem etwas Lithiumchlorid zugesetzt war, gezüchtet ist. *ga* Theil der Aussenwand der Gastrula (Entoderm). *vst* Verbindungsstück. *ua* Nach aussen hervorgestülpter Urdarmabschnitt (Entoderm).

Aus Frosch- und Axolotleiern erhielt ich Embryonen mit theilweiser Anencephalie und Hemicranie, wenn sie sich in Kochsalzlösungen von 0,6 % (resp. 0,7 %) entwickelten (Fig. 51, 52, 53). Die zur Anlage der nervösen Substanz dienenden Theile des äusseren Keimblattes werden durch den chemischen Eingriff geschädigt. Die Nervenplatte, anstatt sich rechtzeitig zum Rohr zu schliessen, bleibt flach ausgebreitet, ein Zustand, der meist auf den Bereich des dritten bis fünften Hirnbläschens beschränkt ist. Die nicht zum Verschluss gelangten Partieen der Nervenplatte zeigen später Zerfallserscheinungen und sind ausser Stande, Nervensubstanz zu entwickeln.

Näheres über die Amphibienlarven mit Anencephalie und Rückenmarksspalte ist aus den Fig. 51—53 und der ihnen beigefügten Erklärung zu ersehen.

Fig. 51.

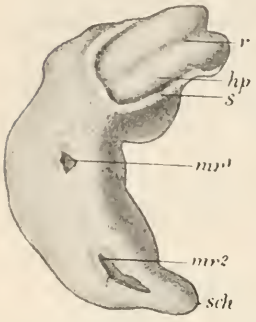
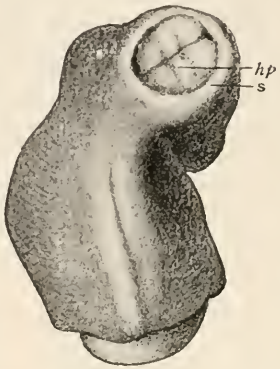



Fig. 52.



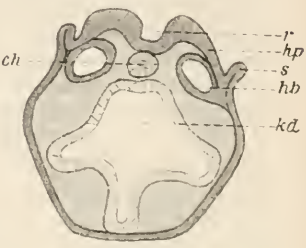




Fig. 53.

**Fig. 51. Embryo von Rana fusca.** Aus einem Ei, das nach der Befruchtung am 10. März in einer 0,6 procentigen Kochsalzlösung bis zum 14. März gezüchtet wurde, vom Rücken gesehen. Die dritte bis fünfte Hirnblasenanlage haben sich nicht zum Rohr geschlossen. *hp* Hirnplatte, umgeben von einem Saum der Epidermis *s*.

**Fig. 52. Embryo von Axolotl, mit Anencephalie und Spalten im Medullarrohr.** Aus einem Ei, das vom 26. November bis 4. December in einer 6 procentigen Kochsalzlösung gezüchtet wurde.
*hp* Hirnplatte. *r* Rinne zwischen beiden Hälften derselben. *s* Hautsaum. $mr^1$, $mr^2$ Zwei Spalten im Nervenrohr. *sch* Schwanzhöcker.

**Fig. 53. Querschnitt durch die unentwickelt gebliebene Hirnanlage des in Fig. 52 abgebildeten Embryos in der Gegend der Ohrbläschen.**
*hp* Hirnplatte. *r* Mediane Rinne derselben. *ch* Chorda. *s* Saum der Epidermis an der Grenze der offen gebliebenen Hirnplatte. *hb* Hörbläschen. *kd* Kopfdarmhöhle.

Manche Missbildungen bei Säugethieren und beim Menschen werden sich wohl in ähnlicher Weise als Chemomorphosen erklären lassen, entstanden durch abnorme Stoffwechselprocesse von Seiten der Wandungen der Gebärmutter.

### 7. Reize zusammengesetzter Art.

In den seltensten Fällen sind die äusseren Ursachen, die auf einen Organismus umgestaltend einwirken, einfacher Art. Das mag zum Theil schon bei einigen Beispielen der Fall sein, welche auf den vorausgegangen Seiten besprochen worden sind, wie bei den Schattenblättern, bei Hydatina u. s. w. Meist kommen gleichzeitig viele Factoren zusammen, so dass man ihre einzelnen Conten von einander nicht trennen und nur von einem verändernden Einfluss der allgemeinen Lebensbedingungen sprechen kann.

In ihrem allgemeinen Habitus und in vielen Zügen ihrer Organisation sind die Wasser- von den Landpflanzen unterschieden, was sich aus den andersartigen mechanischen, chemischen, thermischen und anderen Bedingungen des umgebenden Mediums, hier des Wassers, dort der Luft, erklärt. So sind bei Wasserpflanzen die mechanischen Gewebe gar nicht oder nur in viel geringerem Maasse als bei Land-

pflanzen entwickelt, weil Zweige und Blätter mit dem Wasser nahezu das gleiche specifische Gewicht haben und flottirend aufrecht erhalten werden. Da Wasseraufnahme und Wasserabgabe bei ihnen in anderer Weise als bei Landpflanzen erfolgen, fehlen die saftleitenden Gefässe oder sind wenig entwickelt; die Blätter sind zarter, mit dünner Cuticula. Ihr Bau wird statt dorsiventral mehr zu einem isolateralen.

Nun gibt es auch eine Anzahl von Pflanzenarten (Mentha aquatica, Glechoma hederacea, Scrophularia), welche, in Sümpfen oder am Rand von Bächen und Flüssen wachsend, gelegentlich auch längere Zeit ganz in Wasser eingetaucht leben können; auch können sie künstlich unter Wasser gezüchtet werden. Die unter Wasser entstandenen Theile dieser gewissermaassen accidentellen Hydrophyten zeigen gleichfalls morphologische Abänderungen mehr oder minder ausgeprägter Art; sie nähern sich der Structur echter Hydrophyten und lassen sich als Zeugnisse für den umgestaltenden Einfluss des Wasserlebens verwerthen.

Aehnliche durch Verschiedenheit der äusseren Factoren hervorgerufene Gegensätze wie zwischen Land- und Wasserpflanzen treten uns zwischen der Vegetation der nördlichen gemässigten und der tropischen Länder, zwischen der Vegetation der Alpen und der Ebene oder eines Culturlandes und der Wüste entgegen. Alpine Pflanzen zum Beispiel, die an der Grenze des ewigen Schnees nur wenige Sommermonate nicht vom Schnee bedeckt sind und unter ganz besonderen Verhältnissen der Sonnenstrahlung und Temperatur vegetiren, zeigen Zwergwuchs, haben aber ein mächtig entwickeltes Wurzelwerk, intensiv gefärbte Blüthen etc. In die Ebene verpflanzt, verändern sie ihren Habitus, nehmen aber die alpine Form wieder an, wenn sie oder ihre Nachkommen aus der Ebene an den ursprünglichen Standort zurückgebracht werden. Daher kann dieselbe Pflanzenspecies, je nach den Standorten, an denen sie gezüchtet wird, in verschiedenen Standortsmodificationen auftreten.

Zu zahlreichen Variationen neigen besonders die der Cultur unterworfenen Gewächse, weil sie den verschiedenartigsten, oft einseitigen und „unnatürlichen“ Entwicklungsbedingungen unterworfen werden.

In gleicher Weise wie auf die Pflanzen übt auch auf die Thiere das Land- und Wasserleben, die amphibische Lebensweise, die Domestication, das Klima u. s. w. einen umändernden Einfluss aus. Dasselbe gilt vom dauernden Aufenthalt in unterirdischen Räumen, so dass die Vertreter der Höhlenfauna aus den verschiedensten Thierstämmen gewisse gemeinsame Züge aufweisen.

Die oberflächlichen Grenzschichten des Körpers nehmen sofort bei sehr vielen Thieren ein besonderes Aussehen an, je nachdem sie mit der Luft, mit Wasser oder mit Körpersäften in Berührung sind. Die vom Wasser umspülte Oberhaut vieler Fische (Fig. 54) ist physiologisch wie eine Schleimhaut beschaffen, mit Becherzellen wie das Epithel des Darmkanals ausgestattet und zur massenhaften Absonderung von Schleim befähigt; bei den landbewohnenden Wirbelthieren dagegen steht der Epithelüberzug der Haut zum Epithel des Darmkanals in ausgesprochenem Gegensatz. Durch den Einfluss der atmosphärischen Luft, die dem weichen Protoplasma sein Wasser rasch entziehen würde, sind die oberflächlichsten Zellen in Hornsubstanz umgewandelt und bilden zusammen eine ziemlich undurchlässige Schicht, das Stratum corneum, welches sich als schützende Decke über den eigentlichen lebens-

thätigen Theil der Oberhaut, das Rete Malpighii, herüberlegt. Die inneren Epithelschichten des Körpers entbehren einer solchen zum Schutz gegen die Luft berechneten Decke, weil sie durch den vom Darmrohr ausgeschiedenen Schleim und andere Secrete feucht und schlüpferig erhalten werden. Daher sehen wir auch an den Stellen, wo die inneren Höhlen an der Oberfläche des Körpers ausmünden, sich mit dem Wechsel der Bedingungen eine entsprechende Umwandlung der Schleimhaut in eine Oberhaut vollziehen; es bildet sich auf eine kurze Strecke ein Uebergangsepithel aus, wie am Rand der Lippen und der Nasenflügel oder am After.

Auch der experimentelle Beweis ist hier für die Richtigkeit der gegebenen Erklärung zu erbringen. Wie aus der allgemeinen Pathologie genugsam bekannt ist, verändern Schleimhäute ihren eigenthümlichen Charakter und nehmen mehr die Eigenschaften und das Aussehen der

**Fig. 54. Senkrechter Durchschnitt durch die Epidermis der Bauchhaut eines erwachsenen Aales.** Nach Eilh. Schulze Taf. VII Fig. 4.

Oberhaut an, wenn sie, aus ihrer normalen Lage gebracht (wie bei Vorfall der Gebärmutter, bei Blasenspalte etc.), dem Einfluss der äusseren Luft längere Zeit ausgesetzt gewesen sind. Ihre Oberfläche verliert die feuchte Beschaffenheit einer Schleimhaut, wird trocken und hart, wobei die oberflächlichsten Zellen die charakteristische Hornmetamorphose erleiden.

Festsitzende Pflanzen und Thiere stehen mit ihren beiden Körperenden unter ähnlichen gegensätzlichen Bedingungen. Auf das untere Ende wirkt die Erde mit ihren Contactreizen, mit ihren löslichen chemischen Stoffen und in grösserer Tiefe durch den Abschluss des Lichtes; das nach oben gekehrte Ende dagegen ist, abgesehen von anderen Factoren, vor allen Dingen dem vollen Einfluss des Lichtes ausgesetzt. Die Folge davon ist die Entwicklung sehr verschiedenartiger Organe an der Basis und an der Spitze. Den Pflanzen gleich entwickeln viele festsitzende Thiere, besonders aus dem Stamm der Cœlenteraten, an ihrer Basis ebenfalls eine Art von Wurzelwerk zum

Festhalten, Stolonen oder Ausläufer, die auf dem Boden hinkriechen oder sich auch ein wenig in denselben einsenken. Durch Experimente gelingt es sogar bei niederen Pflanzen und Thieren, durch Umkehr von Basis und Spitze, sehr einfache und schlagende Beweise für die Macht der gegensätzlichen Bedingungen bei der Entstehung der Organe beizubringen.

Erwähnenswerth sind hier die interessanten Ergebnisse, welche der Botaniker Noll an Bryopsis mucosa und der amerikanische Thierphysiologe Loeb an Tubularia mesembryanthemum gewonnen haben.

Bryopsis (Fig. 55 *I*) ist ein im Wasser lebender Coeloblast wie die auf S. 15 beschriebene und abgebildete Caulerpa (Fig. 9); sie besteht aus einem einzigen, mit vielkernigem Protoplasma erfülltem Schlauche, der aber äusserlich wie ein zelliges Pflänzchen in einen verticalen Stamm mit einem Gipfelspross (*s*), in Blätter, die am oberen Ende in zwei Reihen regelmässig vertheilt sind, und in ein den Boden durchziehendes, verzweigtes Wurzelwerk (*w*) gegliedert ist.

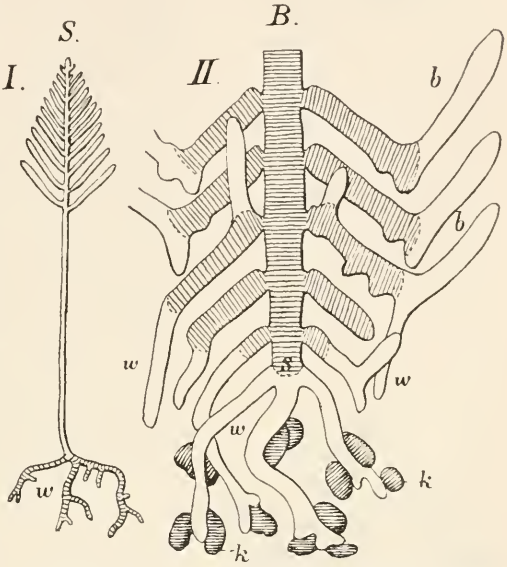



**Fig. 55.** *I.* **Aufrecht gewachsenes Pflänzchen von Bryopsis mucosa.** (Halb schematisch.)

*II.* **Spitze einer umgekehrten Bryopsis mucosa, deren Spitze sich in eine Wurzel umgewandelt hat.** Der schraffirte Theil stellt die Grösse der ursprünglich umgekehrten Pflanze dar, die nicht schraffirten Theile den Zuwachs in umgekehrter Lage. *w* Wurzelschläuche. *k* Sandkörnchen, mit denen die Wurzeln verwachsen sind. *b* Blattfiedern. *s* Stammspitze. Nach F. Noll.

Um den Einfluss der äusseren Factoren zu prüfen, hat Noll einfach das ganze vielkernige Pflänzchen umgekehrt und mit dem Gipfelspross nach unten in die Erde des Aquariums eingegraben (Fig. 55 *II*). Die Folge davon war, dass jetzt aus dem Gipfelspross (*s*), an welchem sonst, wenn er nach oben gekehrt ist, seitlich junge Blattanlagen entstehen, sich verzweigende Wurzelfäden (*w*) hervorsprossen und den Sandkörnchen (*k*) des Bodens fest anhaften. Desgleichen sind auch Umwandlungen an den Blattschläuchen hervorgerufen worden; ihre, anstatt wie normal nach oben, jetzt nach unten und dem Boden zugekehrten Enden, die sich mit ihrem von vielen Kernen durchsetzten Protoplasma wie Vegetationspunkte verhalten, treiben einerseits Wurzelfäden (*w*) nach abwärts, andererseits Sprosse, die, sich nach oben richtend, eine Grundlage für neue Stämmchen mit Blattfiedern abgeben.

Der kleine, auf dem Boden festgewachsene Hydroidpolyp, Tubularia mesembryanthemum, welcher sich durch ein ausserordentlich grosses Regenerationsvermögen auszeichnet und dadurch zu Versuchen sehr geeignet ist, besteht aus einem Stamm, dessen eines Ende in der Erde

mit Ausläufern wie mit Wurzelfäden befestigt ist, während das andere sich in Zweige theilt, deren jeder mit einem Polypenköpfchen endet. Wenn man letzteres abschneidet, so wird von der Wundfläche in wenigen Tagen ein neues gebildet.

Loeb hat nun einen grösseren Tubulariazweig, den er seines Köpfchens beraubt hatte, zugleich auch noch von dem Stamme abgetrennt. Er hat auf diese Weise ein zweigartiges Stück Tubulariasubstanz mit zwei Wundenden erhalten, von denen wir das am Stamme abgetrennte Ende als Basis, das des Kopfes beraubte Ende als Spitze bezeichnen wollen. Je nach den Bedingungen, in welche er die beiden Enden des Zweiges versetzte, konnte er jetzt im voraus bestimmen, welche Organe der Zweig an seinen beiden Enden neu erzeugen sollte. Wenn er den Zweig mit seiner Basis in den Sand eines Seewasseraquariums eine Strecke weit eingrub, so dass das andere Ende, die Spitze, vertical nach oben gerichtet war, so entstand nach wenigen Tagen an der letzteren ein neues Polypenköpfchen, an ersterer aber Haftfäden. Wenn er dagegen einen anderen Zweig umkehrte und mit der Spitze im Sande versenkte, so rief er jetzt an dieser die Bildung von Wurzeln und an der ursprünglichen Basis die Bildung eines Hydroidpolypenköpfchens hervor.

**Fig. 56. Heteromorphose bei Tubularia mesembryanthemum.** Biorales Thier. Das aus der Mitte eines Stammes heraus geschnittene Stück *a b* bildete an jedem Schnittende einen Polypen (*d* u. *c*). Nach der Polypenbildung erfuhr der Stamm *a b* den Zuwachs *b d* u. *a c*. Die neugebildeten Stücke sind durchsichtiger als das alte. Vergrösserung im Verhältniss von 1 : 2. Nach dem Leben gezeichnet. Nach Loeb Fig. 1.

Derartige Ergebnisse lehren auf das Unzweideutigste, dass es lediglich von der Beziehung zur Erde oder zum Licht abhängt, welche Organe an dem Ende eines Tubulariazweiges entstehen sollen. Die verschiedene Art der Reize ist es hier ganz offenbar, welche das an den Wundflächen gelegene Zellmaterial zu dieser oder jener Art von Organbildung veranlasst; und weil der Reizerfolg der Reizwirkung entspricht, erscheint uns zugleich der ganze Vorgang als ein zweckmässiger.

Man kann schliesslich das Experiment noch in einer dritten Weise variiren, derart, dass man das Bruchstück frei und horizontal im Wasser aufhängt (Fig. 56); dann bilden sich, da beide Enden unter dem Einfluss des Lichtes stehen, an beiden auch Polypen aus.

### 8. Organische Reize, die in Einwirkungen zweier Organismen auf einander bestehen.

Zum Schluss unserer Betrachtung der äusseren Factoren ist noch auf eine mannigfaltige Gruppe von Reizursachen einzugehen, welche organischer Natur sind und darin bestehen, dass die Lebensprocesse zweier Organismen unmittelbar in innige physiologische Beziehungen zu einander treten und Wachsthum und Form bestimmen. Ich meine

die Verhältnisse, die durch Pfropfung hervorgerufen werden (Pfropfhybride), ferner die Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus, die Telegonie und die durch Organismen bedingten Gallen und Geschwülste.

### a. Pfropfung und Transplantation.

Am lehrreichsten und überzeugendsten sind die Fälle, in denen der Experimentator willkürlich die Art des Wachsthums und der Gestaltung eines Organismus abändern kann durch geeignete Verbindung mit einem zweiten. Es geschieht dies durch Pfropfung und Transplantation. Beispiele in grosser Zahl liefert uns die Gärtnerkunst.

Wenn man zwei verschiedene Pflanzenindividuen durch Pfropfung zu einer neuen Individualität verbindet, so wird das Pfropfreis in seiner Entwicklung oft in eigenthümlicher Weise von der Natur des Grundstocks abhängig gemacht. Um zum Beispiel das Wachsthum eines Baumes zu beschränken und ihn zu einem Zwergwuchs zu zwingen, hat man nur das Pfropfreis auf eine Unterlage einer verwandten, aber nur einen Strauch bildenden Art zu transplantiren. Ein Birnreis, welches der Gärtner auf die durch strauchartigen Wuchs ausgezeichnete Quitte als Unterlage aufpfropft, wird in Folge davon in seinem vegetativen Wachsthum sehr stark gehemmt; es bilden sich nur kurze und schwächliche Laubsprosse. Alle die kleinen Zwergsorten von Birnen, die zu Spalieren und kleinen Pyramiden benutzt werden oder als „Cordon“ und Topfbäumchen in den Handel kommen, würden nicht vorhanden sein, wenn der Gärtner nicht eine Unterlage wie die Quitte besässe (Vöchting). Durch die Beschränkung des vegetativen Wachsthums wird gleichzeitig noch eine gesteigerte und frühzeitig eintretende Fruchtbarkeit erzielt. Aehnliches lehren andere cultivirte Obstsorten (Aepfel, Aprikosen u. s. w.).

Durch die Verbindung mit einem etwas anders gearteten Organismus kann ferner auch die Widerstandsfähigkeit des Reizes gegen äussere Einflüsse oder sogar seine Lebensdauer verändert werden. Auch hierfür zwei Beispiele.

Der Pistazienbaum (Pistazia vera), der, in Frankreich cultivirt, bei einer Temperatur von mehr als $-7{,}5^{\circ}$ erfriert, erträgt eine Kälte von $-12{,}5^{\circ}$, wenn er auf P. terebinthus gepfropft wird. Ferner erreicht er, „als Sämling gezogen, ein Alter von höchstens 150 Jahren; auf P. terebinthus gepfropft, steigt seine Lebensdauer auf 200 Jahre, während er, mit P. lentiscus als Grundstock verbunden, ungefähr 40 Jahre alt wird“ (Vöchting).

Noch beweisender sind die von Vöchting an der Runkelrübe angestellten Experimente, weil sie schon im Laufe eines Jahres das Ergebniss liefern. Das Reis einer Runkelrübe, dessen Knospen noch undifferenzirt sind, „gestaltet sich zu einem vegetativen Sprosssystem, wenn man es mit einer jungen, noch wachsenden Wurzel verbindet; es bildet dagegen einen Blüthenstand, wenn es im Frühjahr einer alten Rübe aufgesetzt wird“. In der jungen Rübe fehlen offenbar noch gewisse, in der alten Rübe als Reservematerial abgelagerte Stoffe, welche zur Erzeugung eines Blüthenstandes nothwendig sind und das Reis zu einem entsprechenden Wachsthum bestimmen.

Die Summe der zahlreichen Erfahrungen, welche in der Obstbaumzucht über die gegenseitigen Beeinflussungen von Impfling und

Grundstock für verschiedene Apfelsorten gewonnen worden sind, hat Lindemuth in einige wenige inhaltsreiche Sätze zusammengefasst:

„Auf den sehr zwergartigen Johannesapfel (Paradies-) geimpft, bleiben die von Natur baumartigen Sorten sehr niedrig und fructificiren häufig schon in dem auf die Impfung folgenden Jahr; auf dem Splittapfel erreichen sie schon beträchtlichere Dimensionen und müssen zu mittelhohen Formen erzogen werden; die Fruchtbarkeit tritt nach wenigen Jahren ein. Auf Sämlingen der edlen Sorten oder auf anderen, baumartigen Species entwickeln sich die Impfreiser der aufgepfropften, edlen, von Natur baumartigen Sorten zu kräftigen Bäumen; die Fruchtbarkeit tritt erst nach einer längeren Reihe von Jahren ein. — Die auf Johannesäpfel gepfropften Sorten bringen ihr Leben selten über 15 bis 20 Jahre, die auf Splittäpfel etwas höher, während die auf Sämlinge der baumartigen, edlen Sorten 150 bis 200 Jahre alt werden können. — Diese Thatsachen benutzt der Obstzüchter nach Willkür für seine Zwecke."

Die Beeinflussungen, die zwischen Impfling und Grundstock stattfinden, können sich in seltenen Fällen auch noch in der Weise geltend machen, dass Knospen, die sich an einem von beiden bilden, in ihren Specieseigenschaften verändert werden und Mittelformen liefern, welchen Darwin den Namen Pfropfhybride gegeben hat.

### b. Pfropfhybride.

Das Capitel der durch Pfropfung hervorgerufenen Knospenvariation ist noch ein dunkles, da viele der in der Literatur berichteten Fälle nicht als einwandsfrei gelten können. Die auf diesem Gebiete angestellten Experimente führen meist nicht zu sicheren Ergebnissen, da Erfolg oder Fehlschlagen von vielen Zufälligkeiten abzuhängen scheint. Einige Thatsachen sind indessen, wie mir scheint, über jeden Zweifel erhaben.

Die eine Thatsache ist die Uebertragung der Panachüre. Bei manchen Pflanzen treten Abarten auf, bei denen die Blätter durch weisse Flecke ausgezeichnet sind, in deren Bereich das Chlorophyll in den Zellen fehlt. Im Zusammenhang hiermit ist die Blattspreite gewöhnlich verkleinert und auch die Achse der Zweige mehr oder minder verkürzt. Die Albicatio wird durch äussere Einflüsse gefördert, durch warme und feuchte Atmosphäre, reiche Düngung und andere Momente, welche die Vegetationsthätigkeit anregen.

Nach den durch Lindemuth ausgeführten, sorgfältigen Versuchen gelingt die Uebertragung der Panachüre durch Pfropfung mit Sicherheit und Leichtigkeit bei Abutilon Thompsonii. Wenn man einen panachürten Impfling auf eine grüne Unterlage aufpfropft, so werden an dieser die Knospen, welche sich unterhalb und in einiger Entfernung von der Impfstelle später entwickeln, in ihrer Natur verändert, indem sie auch panachürte Blätter erhalten. Eine Vorbedingung für das Gelingen des Experimentes besteht nur darin, dass der Impfling entweder bei seiner Vereinigung bunte Blätter besitzen oder nach derselben aus Knospen bunte Blätter hervorgebracht haben muss.

Die Uebertragung der Panachüre geschieht ebenso gut auch in umgekehrter Richtung von einer panachürten Unterlage auf einen grünen Impfling. Sie ist abhängig von der Säftebewegung. Man kann daher von einem bereits buntblätterig gewordenen Zweig die

Panachüre durch zweckmässiges Beschneiden der Pflanze mit dem Nahrungssaft auch anderen Zweigen und schliesslich der ganzen Pflanze mittheilen. Dagegen lässt sich eine panachürblätterige Unterlage von Abutilon nicht beeinflussen durch einen grünblätterigen Impfling, in der Weise, dass sie nur Knospen mit rein grünen Blättern hervorbrächte, und ebenso wenig wirkt in diesem Sinne ein grüner Impfling auf eine panachürblätterige Unterlage ein.

Mit grösseren Schwierigkeiten scheint die Uebertragung des rothen Farbstoffs vom Impfling auf die Unterlage verbunden zu sein. Doch wird von Lindemuth ein Fall von einem Rothbuchenwildling berichtet, welcher mit einem Impfling der Blutbuche gepfropft worden war und einige Zeit darauf 1 m unter der Impfstelle eine Knospe mit rothen Blättern trieb. Aehnliches beobachtete Reuter, als Acer colchicum var. rubrum auf Acer platanoides gepfropft wurde.

Auch bei verschieden gefärbten Kartoffelsorten gelingt es, durch Pfropfung den Farbstoff von einem roth gefärbten auf eine weisse Varietät zu übertragen. Lindemuth schnitt von einer Kartoffelknolle *A* (Kaliko), welche weisses Fleisch und hellgrüne Triebe hat, einen Trieb bis auf 8 cm Länge ab und verband ihn mit einem violett gefärbten Trieb einer Sorte *B* (Zebra), deren Knollen dunkelblau-violett sind. Nach einiger Zeit wurde der kaum hellgrüne Trieb der Unterlage gleichfalls lebhaft karminroth gefärbt.

Noch merkwürdiger ist der berühmte Fall von **Cytisus Adami**, der in seinen Eigenschaften eine Mischung von C. laburnum und C. purpureus darstellt und über ganz Europa in vielen Exemplaren verbreitet ist, welche alle von einer gemeinsamen Mutterpflanze aus Stecklingen gezogen sind. „Es gewährt einen überraschenden Anblick," so schreibt Darwin, „auf demselben Baume schmutzig-rothe, hellgelbe und purpurne Blüthen unter einander gemischt zu sehen, welche auf Zweigen stehen, welche sehr von einander verschiedene Blätter und Wachsthumsweise haben. Dieselbe Blüthenähre trägt zuweilen zwei Sorten von Blüthen; und ich habe eine einzelne Blüthe gesehen, die genau in zwei Hälften getheilt war; eine Hälfte war hellgelb und die andere purpurn, so dass die eine Hälfte des Hauptkronenblattes gelb und von bedeutender Grösse, die andere Hälfte purpurn und kleiner war. Bei einer anderen Blüthe war die ganze Corolle hellgelb, aber genau die Hälfte des Kelches war purpurn etc."

Ueber die Entstehung des Goldregen-Bastards gehen die Meinungen aus einander. Nach dem Bericht des Gärtners Adam, welchen Darwin für richtig hält, handelt es sich um einen Pfropfbastard. Adam hatte ein Stück Rinde des Cytisus purpureus auf den Stamm des Cyt. laburnum geimpft und nach einiger Zeit aus einer an der Impfstelle entstandenen Knospe einen Zweig erhalten, welcher die oben beschriebenen merkwürdigen Mischcharaktere zeigte. Darwin bemerkt hierzu: „Nehmen wir den Bericht Adam's als richtig an, so müssen wir auch die ausserordentliche Thatsache zugeben, dass zwei distincte Species sich durch ihr Zellgewebe verbinden und später eine Pflanze erzeugen können, welche Blätter und sterile Blüthen trägt, die intermediär im Charakter zwischen dem Pfropfreis und dem Stamme sind, und gleichfalls Knospen, welche einem Rückschlag gern unterliegen, kurz, eine Pflanze, welche in jeder wichtigen Hinsicht einem Bastard gleicht, der auf die gewöhnliche Weise durch Samenproduction entstanden ist."

Die feineren Vorgänge, die bei der Pfropfung stattgefunden haben müssen, damit eine Knospe mit gemischten Charakteren zu Stande kommen konnte, entziehen sich zur Zeit unserer Kenntniss; wie denn das ganze Gebiet der Pfropfhybride noch als ein recht unklares bezeichnet werden muss.

### c. Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus. — Telegonie.

Bei Thieren, deren Embryonalentwicklung sich eine Zeit lang im Innern des weiblichen Fortpflanzungsapparats vollzieht, sehen wir mehr oder minder intensive Wechselwirkungen zwischen mütterlichen und kindlichen Organen eintreten. Sie sind um so erheblicher, je länger die Tragzeit dauert und je mehr dadurch das in der Gebärmutter sich entwickelnde Ei Gelegenheit erhält, sich mit der Uterinschleimhaut zu verbinden. Nicht nur wird während einer Schwangerschaft der Stoffumsatz im weiblichen Körper ganz enorm gesteigert, sondern es werden auch theils in den direct vom Reiz betroffenen Organen, theils auch an weit abgelegenen Stellen eigenthümliche Bildungsprocesse wachgerufen. In letzterer Beziehung ist an die abnormen Pigmentablagerungen in der Haut zu erinnern, welche mit unter den Schwangerschaftsmerkmalen aufgeführt werden: an die Pigmentirung der Linea alba, der Umgebung des Warzenhofes, der Chloasmata uterina, an die Entwicklung der Brüste, an das Corpus luteum verum u. s. w. Unter dem Reiz, der vom Ei auf seine Umgebung direct ausgeübt wird, verändert sich die Gebärmutterschleimhaut in ihrer Structur und wird zur Decidua; die Musculatur vermehrt sich beträchtlich, die Arteriae uterinae vergrössern sich. Eigenthümliche, zur Placenta materna führende Veränderungen entstehen an der Stelle, wo das Chorion in Zotten auswächst, die sich in die Decidua einsenken.

Wir haben es in allen diesen Vorgängen mit direct durch organische Reize bewirkten Anpassungserscheinungen zu thun. Denn durchaus analoge Veränderungen stellen sich ein, wenn das Ei anstatt an normaler Stelle in der Gebärmutterhöhle schon in dem Eileiter sich festsetzt oder, wenn es durch irgend einen Umstand in der Bauchhöhle zurückgehalten, zu einer Abdominalschwangerschaft Veranlassung gibt. In letzterem Fall wird sogar das in seiner Structur von der Schleimhaut der Gebärmutter so grundverschiedene Bauchfell zu einer Art Placenta materna umgewandelt.

Wie das Ei auf den mütterlichen Organismus, so wirkt andererseits auch wieder die Gebärmutterschleimhaut auf das sich entwickelnde Ei als organischer Reiz ein und veranlasst es zu zweckentsprechenden Bildungen. Während die äusserste Eihaut bei Reptilien und Vögeln ihre glatte Oberfläche nie verliert und als Serosa bezeichnet wird, passt sie sich bei den Säugethieren der ihr dicht anliegenden Decidua an, vergrössert durch Zottenbildung ihre Oberfläche und wird zum Chorion.

Auch bei vielen Pflanzen kommen analoge Wechselwirkungen zwischen Mutterpflanze und dem Ei vor, wenn es seine ersten Entwicklungsstadien, wie bei den Phanerogamen, im Fruchtknoten durchläuft. Es findet dann zwischen dem sich entwickelnden Embryo und den umgebenden mütterlichen Geweben eine lebhafte Wachsthumscorrelation statt, ähnlich wie bei der Placentabildung trächtiger Säuge-

thiere. Während Blüthen, bei welchen die Befruchtung unterblieben ist, nicht weiter wachsen, welk werden und abfallen, ruft der durch die Befruchtung im Ei angeregte Entwicklungsprocess zugleich auch ein oft ganz energisches Wachsthum des Fruchtknotens, eine eigenthümliche Umbildung seiner Zellen, mit einem Wort die Entstehung der verschiedensten Formen von Früchten hervor.

Ja zuweilen dehnen sich die durch Befruchtung hervorgerufenen Veränderungen noch über den Fruchtknoten hinaus auf die angrenzenden Pflanzenorgane aus und ziehen sie ebenfalls in die Fruchtbildung mit hinein. So kommen eigenthümliche Gebilde zu Stande, welche wie die Feige, Erdbeere, Maulbeere in der Botanik als Scheinfrüchte bezeichnet werden.

Auf pflanzlichem wie auf thierischem Gebiet gibt es eine Anzahl wichtiger, von Darwin zusammengestellter Thatsachen, welche zu lehren scheinen, dass bei den energischen Wachsthumscorrelationen, welche zwischen befruchtetem Ei und dem mütterlichen Organismus stattfinden, der letztere sogar Veränderungen in seinen Artcharakteren erleiden kann. Es soll dies nämlich der Fall sein, wenn das Ei durch fremden Samen befruchtet wird.

Bei den Pflanzen, mit denen wir zunächst beginnen wollen, überträgt der fremde Pollen in diesem Fall seine Eigenschaften nicht nur der Eizelle, mit deren Kern sein Kern copulirt, sondern er kann unter besonderen Bedingungen durch Vermittlung des aus dem befruchteten Ei sich entwickelnden Bastardembryos sogar die umgebenden Gewebe der Mutterpflanze gewissermaassen inficiren. Als Beweise führen wir von den durch Darwin zusammengestellten Thatsachen die wichtigsten an:

„Laxton befruchtete die ‚hohe Zuckererbse', welche sehr dünne, graue, beim Trocknen bläulich-weiss werdende Schoten trägt, mit Pollen der purpur-schotigen Erbse, welche, wie ihr Name ausdrückt, dunkel purpurne Schoten mit sehr dünner Haut hat, die beim Trocknen blassroth-purpurn werden. Laxton hat die ‚hohe Zuckererbse' zwanzig Jahre hindurch cultivirt und hat niemals etwas davon gesehen oder gehört, dass sie eine purpurne Schote producirte. Nichtsdestoweniger ergab eine Blüthe, die mit dem Pollen der purpurschotigen befruchtet war, eine purpurn-rothschattirte Schote, welche Laxton mir freundlichst gab. Eine Stelle von ungefähr 2 Zoll Länge nach der Spitze der Schote zu und eine kleinere Stelle in der Nähe des Stieles waren auf diese Weise gefärbt."

„Naudin berichtet, dass er auf Chamaerops humilis wachsende Früchte gesehen hat, welche von Denis mit dem Pollen der Phoenix- oder Dattelpalme befruchtet worden waren. Die Frucht, die hierdurch erzeugt war, war zweimal so lang und länglicher als die eigene Frucht des Chamaerops, so dass sie in beiden Hinsichten ebenso wie in der Textur zwischen der Frucht der beiden Elternformen mitten inne stand. Diese bastardirten Samen keimten und producirten junge Pflanzen, die gleichfalls im Charakter intermediär waren. Dieser Fall ist um so merkwürdiger, als Chamaerops und Phoenix nicht bloss zu distincten Genera, sondern nach der Ansicht einiger Botaniker zu besonderen Sectionen der Familie gehören."

„Gallesio befruchtete die Blüthen einer Orange mit dem Pollen der Limone, und eine hierdurch erzeugte Frucht trug einen longi-

tudinalen Streifen in der Schale, welcher die Färbung, den Geschmack und andere Charaktere der Limone hatte."

„Dr. Savi säte gelb- und schwarzsamigen Mais zusammen, und in einer und derselben Aehre waren einige der Samen gelb, einige schwarz und andere gefleckt, wobei die verschieden gefärbten Samen entweder in Reihen angeordnet waren oder unregelmässig vertheilt standen." Dasselbe Ergebniss erhielt Hildebrand, als er, den Versuch von Savi wiederholend, gelben und rothen Mais mit einander kreuzte.

Aehnliche Beeinflussungen des Mutterorganismus von Seiten eines sich entwickelnden Eies, dessen Eigenschaften durch Bastardbefruchtung verändert sind, lehren uns im Thierreich einige seltene Fälle, welche Weismann unter dem Namen der

**Telegonie**

zusammengefasst hat. Allerdings ist ihre Bedeutung und Erklärung wissenschaftlich noch nicht genügend sicher gestellt, so dass ihr Vorkommen von manchen Seiten, wie zum Beispiel von Weismann, überhaupt in Abrede gestellt wird.

Bei der Telegonie soll es sich, kurz gesagt, um folgenden, zur Zeit noch etwas hypothetischen Vorgang handeln. Wenn das Weibchen mancher Säugethiere anstatt von einem Männchen derselben Art, von einem Männchen einer anderen Rasse oder Varietät belegt wird, so bringt es nicht nur Bastardjunge hervor, sondern wird selbst in seiner Constitution etwas verändert. Die constitutionelle Veränderung wird an der Mutter selbst allerdings dem Beobachter nicht bemerkbar, sie äussert sich aber, wenn dasselbe Weibchen in späterer Zeit von einem Männchen der eigenen Art wieder befruchtet wird, in der jetzt erzeugten Nachkommenschaft; denn diese bietet Merkmale des Männchens der anderen Rasse dar, welches bei der vorausgegangenen Zeugung mit dem Weibchen eine Nachkommenschaft erzielt hatte.

Derartige Fälle werden in der Literatur vom Menschen, vom Pferd, Hund etc. berichtet.

Eine weisse Frau, welche vorher mit einem Neger einen Bastard erzeugt hat, soll häufig in einer späteren Ehe mit einem weissen Mann eine Nachkommenschaft erhalten, die unverkennbar Merkmale der Negerrasse an sich trägt (Spencer, Biol. Centralbl. XIV S. 262).

Eine arabische Vollblutstute des Lord Morton erzeugte mit einem Quaggahengst einen Bastard; als sie darauf wieder von einem arabischen Rapphengst belegt wurde, warf sie zwei Füllen, welche wie das Quagga gestreift waren (Darwin).

Wenn die Meinung richtig ist, dass in diesen Fällen eine Beeinflussung stattgefunden hat, was übrigens durch umfassende und sorgfältige Züchtungsversuche erst noch besser festgestellt werden muss, dann scheint sich mir der Hergang in folgender Weise abzuspielen: Der durch die illegitime Befruchtung entstehende Bastardspross ruft dauernde und latent bleibende Veränderungen im mütterlichen Organismus hervor, mit welchem er bei seiner Entwicklung in innigem, längere Zeit dauerndem Stoffwechsel steht, und auf welchen er dadurch organische Reizwirkungen ausübt. Der so in seiner Constitution etwas veränderte mütterliche Organismus beeinflusst dann später auf demselben Wege wieder den aus einer legitimen Befruchtung entstehenden Sprössling und theilt ihm so Eigenschaften der fremden Rasse mit.

### d. Organismen als Ursachen von Gallen und krankhaften Geschwülsten.

In das Capitel der organischen Einwirkungen gehören endlich auch die charakteristischen Organisationen, die durch Symbiose zweier Organismenarten oder durch parasitäre Vereinigung oder durch anderweite Einwirkungen eines Organismus auf einen anderen zu Stande kommen.

Für die Entstehung besonderer Lebewesen mit ganz specifischen Artcharakteren durch Symbiose werden die schönsten Beispiele durch die Flechten geliefert, deren Eigenthümlichkeiten schon im III. Capitel (S. 26) eingehender besprochen wurden.

Es genügt daher, auf das dort bereits Gesagte zu verweisen. Dagegen sei hier noch etwas näher auf die Bildungen eingegangen, die sich am Körper von Pflanzen und Thieren als etwas ihm Fremdartiges unter dem Einfluss anderer Organismen entwickeln können, wie die Gallen vieler Pflanzenarten oder die krankhaften Geschwülste vieler Thiere.

Manche Insecten, wie die Gallwespen, stechen junge Pflanzenblätter an und legen ihre kleinen Eier in das Gewebe ab. Unter den abnormen Reizen, die theils durch den beim Einstechen abgesonderten Saft, theils durch die Entwicklung der Eier zu Larven ausgeübt werden, treten lebhafte Zellenwucherungen in dem betreffenden Pflanzentheil ein; es entstehen die allbekannten Gallen, Organe, die eine ganz charakteristische, complicirte Structur, besondere Zellenformen, Gefässe etc. und ebenso eine ganz bestimmte äussere Form erhalten. „Es ist, als ob die Galle," wie Sachs sich ausdrückt, „ein Organismus sui generis wäre." Und diese Organe fallen wieder sehr verschiedenartig aus, je nach dem specifischen Reiz, der sie hervorgerufen hat, und je nach der specifischen Substanz, welche auf den specifischen Reiz durch Gallenbildung reagirt hat. Daher entstehen auf derselben Pflanze durch verschiedene Insecten ganz verschiedene Gallen, und nicht minder lassen sich die Gallen verschiedener Pflanzen von einander systematisch auf das Strengste unterscheiden.

Ausser den Gallen können als pathologische Organisationen im Pflanzenreich noch mancherlei Gebilde aufgeführt werden: so die durch Chermes viridis an den Rothtannen erzeugten tannenzapfenähnlichen Wucherungen, ferner die monströsen Blüthenentwicklungen, sogenannte Vergrünungen von Arabis-Arten, die man auch künstlich dadurch hervorrufen kann, dass man Blattläuse bestimmter Species auf die noch jungen Inflorescenzen setzt etc. (Sachs S. 652).

Den Gallen vergleichbar sind bei Thieren die krankhaften Geschwülste, welche durch fremde Mikroorganismen bei ihrer Ansiedelung im thierischen Gewebe erzeugt werden. Auch diese Geschwülste erhalten je nach der Art des angesiedelten Mikroorganismus und des befallenen Thieres ihr besonderes Gepräge, durch welches sie als eigenartige specifische Geschwulstindividuen zu unterscheiden sind.

Tuberkelbacillen erzeugen im Gewebe des Menschen den Miliartuberkel, der einen charakteristischen Bau und eine ihm eigenthümliche Entwicklungsgeschichte besitzt. Sarcosporidien rufen in der Speiseröhre des Rindes Geschwülste mit einem fächerförmigen Bau hervor. Myxosporidien sind die Ursache von Muskelgeschwülsten, die im Fleisch mancher Fische auftreten.

Ob Sarcome und Carcinome des Menschen ebenfalls derartige Organisationen sind, die durch uns noch unbekannte organische Reize hervorgerufen werden, ist noch nicht bewiesen, aber nicht unwahrscheinlich.

## Literatur zu Capitel IX.

### Abschnitt: Licht.


1) **Fischel.** *Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XLVII.*
2) **Flemming.** *Ueber den Einfluss des Lichts auf die Pigmentirung der Salamanderlarve. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XLVIII S. 369 u. S. 690.*
3) **K. Goebel.** *Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. Flora Bd. LXXX. 1895.*
4) *Derselbe. Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. mathem.-physic. Classe d. kgl. bayer. Akad. d. Wissensch. Bd. XXVI Heft 3. 1896.*
5) **Keller.** *Biologische Studien. Biol. Centralbl. Bd. XVII Nr. 3. 1897.*
6) *Derselbe. Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie. Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1893.*
7) **G. Klebs.** *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1893.*
8) **Géneau de Lamarlière.** *Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et en soleil. Revue générale de botanique Nr. 47 u. 48. 1892. (Citirt nach Keller.)*
9) **Leitgeb.** *Ueber Bilateralität der Prothallien. Flora 1879.*
10) **Jacques Loeb.** *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Organbildung bei Thieren. Pflüger's Archiv Bd. LXIII. 1896.*
11) *Derselbe. Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Pflüger's Archiv 1890.*
12) **Pick.** *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralbl. Bd. IX. 1882.*
13) **Sachs.** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Cap. XXXI S. 626—655. 1882.*
14) **E. Stahl.** *Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Botan. Zeitung Jahrg. XXXVIII. 1880.*
15) *Derselbe. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. Bd. XVI. 1883.*
16) **Vöchting.** *Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Kakteen. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXVI.*
17) *Derselbe. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Ebenda Bd. XXV. Berlin 1893.*


### Abschnitt: Temperatur.


1) **Dareste.** *Recheres expérimentales sur la production artificielle des monstruosités. 2. Aufl. Paris 1891.*
2) **Georg Dorfmeister.** *Ueber die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Mittheil. d. naturw. Vereins f. Steiermark 1864.*
3) *Derselbe. Ueber den Einfluss der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Mittheil. d. naturw. Vereins f. Steiermark 1879 und Friedländer u. Sohn. 1880.*
4) **Eimer.** *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena 1888.*
5) **E. Fischer.** *Transmutation der Schmetterlinge in Folge von Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen. Berlin 1895.*
6) **Oscar Hertwig.** *Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana esculenta. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. LI. 1898.*
7) **Kaestner.** *Ueber künstliche Kälteruhe von Hühnereiern im Verlauf der Bebrütung. Archiv f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1895.*
8) **Maupas.** *Sur le déterminisme de la sexualité chez l'hydatina senta. Comptes rendus des séances de l'académie des scienecs. Paris 1891.*

9) **Merrifield.** *The colouring of Chrysophanus Phlaeas as affected by temperature. The Entomologist. December 1892 u. 1893.*
10) **Nussbaum.** *Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLIX. 1897.*
11) **Pfeffer.** *Pflanzenphysiologie. Einfluss der Temperatur. 1. Aufl. Bd. II S. 122. 1881.*
12) **Julius Sachs.** *Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. II. 1860.*
13) **Wasmann.** *Parthenogenesis bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. Biolog. Centralbl. Bd. XI. 1891.*
14) **Aug. Weismann.** *Studien zur Descendenztheorie. Ueber den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.*

Abschnitte: Chemische Reize und Reize zusammengesetzter Art.

1) **Bateson.** *On some variations of Cardium edule apparently connected to the conditions of life. Philosoph. Transactions 1890.*
2) **Born.** *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztliche Zeitschrift für 1881.*
3) **Costa.** *Bullet. de la soc. d'acclimat. tom VIII p. 351. Citirt nach Darwin.*
4) **Ch. Darwin.** *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Bd. II, Cap. 23, S. 310. 1873.*
5) **Emery.** *Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biolog. Centralbl. Bd. XIV. 1894.*
6) **Gies.** *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Arsens auf den Organismus. Archiv f. experim. Path. u. Therapie Bd. VIII. 1878.*
7) **Gurwitsch.** *Ueber die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung. Versuche am Frosch- und Krötenei. Archiv f. Entwicklungsmechanik d. Organismen. Bd. III. 1896.*
8) **Herbst.** *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel Bd. XI.*
9) *Derselbe. Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. Archiv für Entwicklungs-Mechanik Bd. V. 1897.*
10) **Oscar Hertwig.** *Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLIV.*
11) *Derselbe. Experimentelle Erzeugung thierischer Missbildungen. Festschrift für Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.*
12) **Kassowitz.** *Die Phosphorbehandlung der Rhachitis. Zeitschr. für klinische Medicin Bd. VII. 1884.*
13) **Robert Keller.** *Ueber die Anpassungsfähigkeit phanerogamischer Landpflanzen an das Leben im Wasser. Biol. Centralbl. Bd. XVII. 1897.*
14) **W. Knop.** *Ueber eine merkwürdige Umgestaltung der Inflorescenz der Maispflanze bei künstlicher Ernährung. Berichte üb. d. Verhandl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Classe, Bd. XXX. 1878.*
15) **Gabriel Koch.** *Die indo-australische Lepidopteren-Fauna. 2. Aufl. Berlin 1873.*
16) **Lesage.** *Influence du bord de la mer sur structure des feuilles. Thèse de Paris 1890.*
17) **Loeb.** *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. II. Organbildung und Wachsthum. Würzburg 1892.*
18) **Morgan.** *The orientation of the frog's egg. Quarterly Journal of microscop. science Vol. 35 No. 5.*
19) **Noll.** *Ueber den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg Bd. III. 1888.*
20) **Nussbaum.** *Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLIX. 1897.*
21) **Pouchet** *und* **Chabry.** *L'eau de mer artificielle comme agent tératogénique. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. de Robin et Pouchet p. 298—307. 1889.*
22) **Sachs.** *Physiologische Notizen VIII. Mechanomorphosen u. Phylogenie. Flora 1894.*
23) **Schmankewitsch.** *Ueber das Verhältniss der Artemia salina zur Artemia Mühlhausenia und dem Genus Branchipus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXV, Suppl.-Bd.*
24) **Fr. Eilhard Schulze.** *Epithel und Drüsenzellen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. III. 1867.*
25) **Spencer.** *A rejoinder to Professor Weismann. Contemporary review 1893.*

26) A. R. Wallace. *Travels on the Amazon and the Rio Negro. p. 294. Citirt nach Darwin.*
27) Wegner. *Der Einfluss des Phosphors auf den Organismus. Virchow's Arch. Bd. LV. 1872.*
28) Ziegler *und* Obolonsky. *Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Arseniks und des Phosphors auf Leber und Nieren. Beitr. z. pathol. Anat. von Ziegler Bd. II. 1888.*

Abschnitt: Organische Reize.

1) Charles Darwin. *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Bd. I, Cap. 11, S. 417. Bd. II, S. 322—326.*
2) Focke. *Die Pflanzen-Mischlinge. Berlin 1881. S. 510.*
3) Hildebrand. *Einige Experimente und Beobachtungen 1) über den Einfluss der Unterlage auf das Pfropfreis und 2) über den directen Einfluss des fremden Pollens auf die Beschaffenheit der durch ihn erzeugten Frucht. Bot. Zeitg. 1868 S. 321.*
4) Lindemuth. *Ueber vegetative Bastarderzeugung durch Impfung. Landwirthschaftl. Jahrbücher Bd. VII. 1878.*
5) Jul. Sachs. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. S. 652. 1882.*
6) Herbert Spencer. *Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl. Biol. Centralbl. Bd. XIV S. 262. 1894.*
7) Vöchting. *Ueber Transplantation auf Pflanzenkörper. Untersuch. z. Physiol. u. Path. Tübingen 1892.*
8) Hugo de Vries. *Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.*
9) von Wasielewski. *Sporozoenkunde. Jena 1896.*
10) Weismann. *Das Keimplasma. Cap. XII. Zweifelhafte Vererbungserscheinungen. Jena 1892.*

Es sei ferner noch auf folgende Schriften allgemeineren Inhalts über die Wirksamkeit äusserer Factoren der Entwicklung verwiesen.

1) Darwin. *Die Entstehung der Arten.*
2) *Derselbe. Das Variiren der Thiere und Pflanzen.*
3) Driesch. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.*
4) Haeckel. *Generelle Morphologie der Organismen.*
5) Herbst. *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. Bd. XIV. 1894. Bd. XV. 1895. Daselbst auch ausführliches Literaturverzeichniss, auch von einzelnen hier nicht aufgeführten Schriften.*
6) Lamarck. *Zoologische Philosophie. Uebersetzt von A. Lang. 1876.*
7) Roux. *Gesammelte Abhandlungen. Bd. I. Functionelle Anpassung.*
8) Sachs. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.*
9) *Derselbe. Stoff und Form der Pflanzenorgane. Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora Bd. LXXVIII. 1894.*
10) Herb. Spencer. *Principien der Biologie. Bd. I u. II.*

# ZEHNTES CAPITEL.

## Die Theorie der Biogenesis.

### II. Die inneren Factoren der organischen Entwicklung.

Wie der Organismus in einer Beziehung von unzähligen äusseren Factoren abhängig ist, welche erhaltend oder vernichtend, beschleunigend oder hemmend, fördernd oder schädigend in den Lebensprocess eingreifen, die Zellen, die Gewebe und Organe modificirend und umgestaltend, so hängt in anderer Beziehung sein Bestand im Ganzen, ferner die Function und Gestaltung jedes einzelnen Theiles von nicht minder zahlreichen inneren Factoren ab.

Wie schon im siebenten Capitel aus einander gesetzt wurde, zerfallen die inneren Factoren der Entwicklung in zwei Gruppen. Die eine Gruppe bilden die Eigenschaften und Anlagen der Geschlechtszellen und ihrer Abkömmlinge selbst (die inneren Factoren im engsten Sinne), in der zweiten Gruppe dagegen fassen wir die zahllosen und verschiedenartigsten Wechselwirkungen zusammen, welche die Zellen, Gewebe und Organe eines Organismus gemäss ihrer Beziehungen auf einander ausüben.

Mit der zweiten Gruppe, den inneren Factoren im weiteren Sinne, wollen wir uns jetzt zunächst beschäftigen. Sie sind besonders für das Verständniss der thierischen Formbildung von der allergrössten Bedeutung. Denn bei den Thieren ist die physiologische Arbeitstheilung und die als Ergänzung zu ihr sich ausbildende Integration (siehe Seite 79 u. 85) in ungleich grösserem Maasse durchgeführt als bei den Pflanzen. Während bei diesen die Wirksamkeit der äusseren Factoren klarer hervortritt, sind die Thiere für das Studium der inneren Factoren die geeignetsten Objecte.

Die Wechselwirkungen (Correlationen) zwischen den Zellen eines Organismus und ihren Derivaten bilden sich mit dem Beginn des Entwicklungsprocesses aus, ändern sich von Stufe zu Stufe und compliciren sich in demselben Maasse, als die Entwicklung fortschreitet. Ihre Besprechung geschieht daher am besten in zwei Abschnitten. Der erste wird von den Correlationen des sich entwickelnden, der zweite Abschnitt von den Correlationen des ausgebildeten Organismus handeln.

## A. Die Correlationen der Zellen während der Anfangsstadien des Entwicklungsprocesses.

Im Gegensatz zur Mosaiktheorie von Roux und der Keimplasmatheorie von Weismann stellt die Theorie der Biogenesis den Grundsatz auf, dass vom ersten Beginn der Entwicklung an die durch Theilung des Eies sich bildenden Zellen beständig in engster Beziehung zu einander stehen, und dass dadurch die Gestaltung des Entwicklungsprocesses sehr wesentlich mit bestimmt wird. Die Zellen determiniren sich zu ihrer späteren Eigenart nicht selbst, sondern werden nach Gesetzen, die sich aus dem Zusammenwirken aller Zellen auf den jeweiligen Entwicklungsstufen des Gesammtorganismus ergeben, determinirt. Allerdings sind die Wirkungen, welche von einer Zelle auf die Nachbarzellen oder umgekehrt vom Ganzen auf die einzelnen Zellen ausgeübt werden, für uns nicht unmittelbar wahrnehmbar; dass aber solche stattfinden müssen, lässt sich auf Grund zahlreicher verschiedenartiger Experimente erschliessen, durch welche in den letzten Jahren unsere Einsicht in das Wesen des organischen Entwicklungsprocesses eine bedeutende Vertiefung erfahren hat.

Dass schon die beiden ersten Theilhälften, in welche das Ei durch den Furchungsprocess zerlegt wird, in Correlation zu einander treten, auf einander einwirken und sich in ihrer Entwicklung bedingen, lässt sich in einfacher Weise feststellen, wenn man ihre Beziehungen zu einander entweder ganz aufhebt oder wenigstens in eingreifender Art stört und verändert und nun zeigt, dass in Folge dessen jetzt auch ihre Entwicklung eine andere als unter den normalen Verhältnissen wird.

Driesch hat zuerst eine Reihe derartiger höchst wichtiger Experimente eröffnet, indem er Seeigeleier nach eben beendeter erster Theilung schüttelte. In vielen Fällen gelang es ihm hierdurch, die Eihülle zu sprengen, die beiden Theilstücke zu isoliren und sie dadurch zu zwingen, sich getrennt von einander weiter zu entwickeln. Und siehe da! aus jeder Theilhälfte entstand jetzt nicht ein monströses Stück eines Embryos, sondern der Theil war durch die Trennung selbst wieder zu einem Ganzen geworden; er rundete sich mehr ab, furchte sich weiter, wandelte sich dann in eine geschlossene Keimblase um; aus dieser entstand eine Darmlarve (Gastrula) und schliesslich ein Pluteus. Driesch hatte somit aus einer Theilhälfte des ganzen Eies eine wirkliche Seeigellarve gezüchtet, die von den gewöhnlichen Larven nur durch eine geringere Grösse unterschieden ist, da sie ja nur aus der Hälfte des Materials hervorgegangen war.

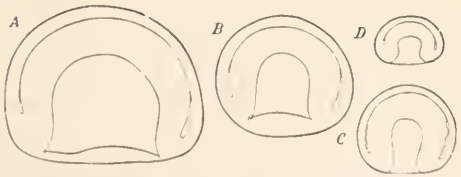



**Fig. 57. Normale und Theilgastrulae von Amphioxus.** Nach Wilson.

*A* Aus dem ganzen Ei, *B* aus einer einzigen, künstlich isolirten Zelle des zweigetheilten, *C* des viergetheilten, *D* des achtgetheilten Eies gezüchtete Gastrula.

Die von Driesch geübte Methode versuchte dann der amerikanische Forscher Wilson mit glänzendem Erfolg beim Amphioxus, einem Thiere, das für uns in dieser Frage besonderen Werth besitzt, weil es schon hoch organisirt, mit Rückenmark, Chorda, Nieren, Leibeshöhle, Muskelsegmenten etc. ausgerüstet ist und seinem

ganzen Bau nach zum Stamme der Wirbelthiere hinzu gerechnet werden muss. Durch Schütteln trennte er bei einzelnen Eiern, die sich auf dem Stadium der Zweitheilung befanden, die einzelnen Furchungszellen von einander und züchtete sie isolirt weiter. Auch bei seinen Versuchen (Fig. 57) entwickelten sich aus den Theilstücken normale Keimblasen, aus diesen wieder Gastrulae, die nur die halbe Grösse (*B*) der entsprechenden normalen Embryonalform aufwiesen; es liessen sich sogar ältere Embryonen mit Chorda, Nervenrohr und Ursegmenten heranzüchten.

Aehnliche Experimente sind seitdem mit gleichem Erfolg noch bei anderen Thieren ausgeführt worden, bei Coelenteraten (Zoja), bei Ascidien (Fig. 58 u. 59, Chabry, Driesch, Crampton), bei Amphibien (Hertwig, Herlitzka, Morgan) etc.

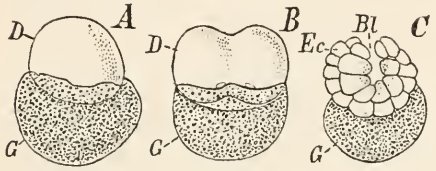



Fig. 58.

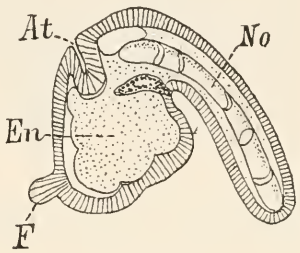



Fig. 59.

**Fig. 58. Ei von Ascidiella aspersa, bei welchem eine Theilhälfte durch Anstich mit einer Glasnadel zerstört ist.** Nach Chabry.

*A* Bald nach Zerstörung der einen Theilhälfte gezeichnet.

*B* Die erhaltene Eihälfte im Stadium der Zweitheilung vom oberen Pol gesehen, wie es die Richtungskörperchen lehren.

*C* Die überlebende Eihälfte auf dem Gastrulastadium.

*Bl* Blastoporus. *Ec* Ektoderm. *G* Zerstörte, *D* überlebende Eihälfte.

**Fig. 59. Larve von Ascidiella aspersa,** von halber Grösse, entwickelt aus einem halben Ei, da auf dem Stadium der Viertheilung zwei Viertel-Zellen durch Anstich zerstört wurden. Die Larve zeigt den Schwanz mit entwickelter Chorda und den Beginn der Einstülpung eines Atriums. Nach Chabry.

*At* Atrium. *En* Entoderm. *F* Papille zum Anheften. *No* Chorda.

Die bei Ascidiella aspersa gewonnenen Ergebnisse veranschaulichen die Fig. 58 und 59. In Fig. 58 *A* ist die durch Anstich zerstörte Hälfte (*G*) des Zweitheilungsstadiums geronnen, während die unverletzt gebliebene Hälfte *D* weiter lebt, sich nach einiger Zeit theilt (Fig. 58 *B*) und sich bald in eine normale typische Gastrula (*C*) umwandelt. Die Gastrula lässt sich sogar noch zu einer Larve (Fig. 59) weiter züchten, welche Chorda, Nervenrohr, Otolith, Papillen zum Anheften, Anlage des Atriums entwickelt zeigt.

Besondere Erwähnung verdienen auch die Experimente von Herlitzka wegen des bei ihnen angewandten eigenartigen Verfahrens, welches ich zuerst versucht habe, aber wegen der Schwierigkeit der Ausführung ohne Erreichung des beabsichtigten Erfolges aufgeben musste.

Mit einem feinen Coconfaden (Fig. 60 *sf*) hat Herlitzka mit Hilfe eines zu dem Zwecke von ihm erfundenen Instrumentes das zweigetheilte Tritonei in der Theilungsebene durchgeschnürt und in einer

Reihe von Fällen die beiden ersten Furchungskugeln vollständig von einander isolirt. Eine jede entwickelte sich innerhalb der gemeinsamen Gallerthülle des Eies zu einem ganzen Embryo von halber Grösse.

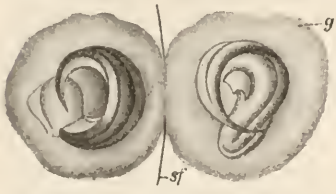



**Fig. 60. Ein Ei von Triton cristatus**, bei welchem auf dem Zweitheilungsstadium die zwei Zellen durch Umschnürung mit einem Seidenfaden getrennt wurden und sich in Folge dessen zu zwei selbständigen Embryonen entwickelten. Kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen der zwei aus einem Ei entstandenen Embryonen. Nach Herlitzka.

Entsprechende Ergebnisse erhält man, wenn bei den Eiern von Seeigeln, Coelenteraten und besonders von Amphioxus nach dem zweiten Theilstadium die vier, oder nach dem dritten Theilstadium die acht Furchungskugeln von einander durch Schütteln getrennt und isolirt fortgezüchtet werden. Es gelingt nicht selten, aus den Bruchtheilen, die nur $^1/_4$ oder $^1/_8$ des ganzen Eies repräsentiren, gleichwohl noch ganze Keimblasen und ganze Gastrulae zu gewinnen, die allerdings dann nur $^1/_4$ oder $^1/_8$ so gross als das normale Entwicklungsproduct sind (Fig. 57 *C* u. *D*).

Alle diese Versuche lehren in unzweideutiger Weise, dass von den zwei, vier oder acht ersten Theilstücken eines Eies ein jedes sich in seinem Entwicklungsvermögen sehr verschieden verhält, je nachdem es sich mit den anderen Zellen in normaler Weise zu einem Ganzen verbunden in Correlation oder getrennt vom Ganzen für sich allein entwickelt. Im ersteren Falle wird es in seiner Entwicklung vom Ganzen aus, dessen Theil es ist, durch die Correlation zu anderen Theilen in seinen Schicksalen bestimmt und trägt nur zur Bildung eines halben (resp. vierten und achten) Theiles des embryonalen Körpers bei, im anderen Fall erzeugt es aus sich allein das Ganze, weil es von Haus aus die Anlage dazu in sich trägt, und weil es nach Abtrennung von den anderen ihm artgleichen Theilen selbst wieder ein Ganzes geworden ist. Von den ersten Furchungszellen ist also eine jede ihrem inneren Wesen nach gewissermaassen Theil und Ganzes zugleich und kann je nach den Umständen bald in dieser, bald in jener Weise erscheinen. Es enthält zum Beispiel jede der beiden ersten Furchungszellen nicht nur die differenzirenden und gestaltenden Kräfte für eine Körperhälfte, sondern für den ganzen Organismus, und nur dadurch entwickelt sich normaler Weise die linke Furchungszelle zur linken Körperhälfte, dass sie zu einer rechten Furchungszelle in Beziehung gesetzt ist.

In einem Widerspruch mit unserer These sollen nach der Ansicht einiger Forscher Ergebnisse stehen, die am Ei von Ctenophoren gewonnen wurden; sie verdienen daher auch noch berücksichtigt zu werden.

Nach Experimenten, welche zuerst von Chun, dann von Driesch und Morgan und neuerdings wieder von Fischel angestellt worden sind, kann man das grosse, sehr dotterreiche Ei von Beroë ovata, nach der Zwei-, Vier- oder Achttheilung oder auf einem noch späteren

Stadium in dieser oder jener Weise in zwei oder vier Stücke zerlegen, welche sich unabhängig von einander zu Larven weiter züchten lassen.

Fischel, der letzte Untersucher des Ctenophoreneies, hat in der Weise experimentirt, dass die von einander getrennten Theilstücke noch von der Dotterhaut gemeinsam eingeschlossen blieben. Er erhielt hierdurch den Vortheil, die von einem Ei abstammenden Larven mit einander vergleichen zu können. So sind in Fig. 61 in der Dotterhaut vier kleine Larven eingeschlossen, die durch Zerlegung eines ziemlich weit entwickelten Eies, in welchem die Makromeren von den Mikromeren schon umwachsen waren, gezüchtet worden sind.

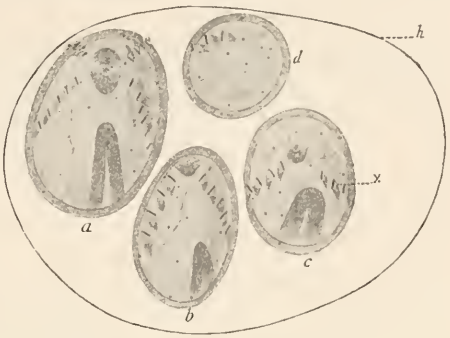



**Fig. 61.** Vier Larven *a b c d*, die aus einem Ei von Beroë ovata durch Zerlegung desselben in vier Stücke gezüchtet sind. Nach Fischel.

*h* Eihülle. *x* Flimmerplättchen.

Wie in dem vorliegenden Beispiel zeigen nun überhaupt die durch Theilung eines Beroëeies entwickelten Larven das Eigenthümliche, dass am Anfang die Anzahl ihrer Rippen stets unter der Normalzahl „acht" bleibt, welche für die Ctenophoren typisch ist. Erst alle aus einem Ei gezüchteten Larven zusammen besitzen, wie besonders Fischel betont, acht Rippen von Flimmerplättchen und ergänzen sich in dieser Beziehung. So hat von den vier Larven unserer Figur eine drei, zwei zwei und die kleinste nur eine Rippe entwickelt, was in Summa erst die ganze Rippenzahl einer aus einem ganzen Ei entstehenden normalen Larve ergibt.

Man hat aus solchen Befunden die unserer These entgegengesetzte Ansicht zu stützen gesucht, dass jedes Theilstück des Ctenophoreneies in Folge des Furchungsprocesses für eine besondere Aufgabe im weiteren Entwicklungsprocess bereits specificirt sei und daher auch nach Abtrennung vom Ganzen zunächst nicht mehr aus sich das Ganze, sondern nur einen bestimmten Theil erzeugen könne. Indessen lassen sich die scheinbar abweichenden, eigenartigen Verhältnisse sehr wohl mit unserer oben aufgestellten These vereinbaren. Drei Punkte sind hierbei zu berücksichtigen.

Erstens zeigt das sehr grosse, dotterreiche Ei von Beroë einen besonders gearteten Bau, indem grosse Deutoplasmakugeln, von feinen plasmatischen Scheidewänden getrennt, die centrale Hauptmasse bilden, welche nur an der Oberfläche von einer dickeren Plasmarinde eingeschlossen ist. Bei der Trennung des zwei- oder vier- oder mehrgetheilten Eies erhält man daher Theilstücke, bei welchen die ganze Trennungsfläche ausserordentlich arm an Protoplasma ist und dadurch in einem Gegensatz zur convexen, ursprünglichen Oberfläche steht. Da ausserdem das Deutoplasma auch noch fast das gleiche specifische Gewicht wie das Meerwasser hat — denn die Eier schwimmen im Wasser —, zeigt das Theilstück längere Zeit gar kein Bestreben sich abzurunden, wie auch Fischel besonders hervorhebt. Von der ursprünglichen convexen Oberfläche her wird allmählich das freiliegende

Deutoplasma überwachsen und mit einer wahrscheinlich erst sehr dünnen Ektodermschicht überzogen. Auf der mangelhaften Ausbildung der letzteren und damit in letzter Instanz auf dem plasmatischen Bau des unbefruchteten Eies (vergleiche hierüber auch das im Capitel XVIII Gesagte) wird es wohl beruhen, dass nur auf der Oberfläche des Theilstückes, welche der ursprünglichen Oberfläche des ganzen Eies entspricht, zunächst Rippen und daher nur in reducirter Zahl entwickelt werden.

Zweitens haben Driesch und Morgan durch ihre sinnreich variirten Experimente gezeigt, dass man genau dieselben Defecte in der Anzahl der Flimmerrippen erhält, wenn man an befruchteten Eiern von Beroë vor der Theilung grössere Stücke des Eikörpers wegschneidet und so den sich entwickelnden, mit dem Kern versehenen Theil auf einer grösseren Strecke seines Hautplasmas beraubt. Schon durch diese Procedur vor der Theilung ist die Bildungsmöglichkeit von Rippen in der Gegend des freiliegenden Deutoplasmas zunächst vernichtet worden. Mit Recht heben daher Driesch und Morgan hervor, dass „die Defecte in der Rippenzahl an Larven lediglich auf protoplasmatischer Basis beruhen und in keinem Fall geeignet sind, die Lehre von qualitativer Kerntheilung zu stützen". Denn „die defecten Larven, welche sie aus isolirten Blastomeren aufzogen, waren denen ausserordentlich ähnlich oder sogar gleich gestaltet, welche sich aus ungefurchten Eiern, denen Plasma genommen, aber das volle Kernmaterial belassen ward, entwickelten".

Drittens endlich bilden die aus Theilstücken des Eies gezüchteten Larven mehr Organe als sie — die Richtigkeit der Specification angenommen — bilden dürften. Denn jedes erhält einen ganzen, in sich abgeschlossenen, normalen Magen (Fig. 61), und aus diesem entstehen häufig mehr Entodermtaschen, als sie dem Theilstück zukommen würden. Besonders aber ist hierbei im Auge zu behalten, dass die Magenanlage in ganz anderer Weise orientirt ist, als es bei einem aus dem ganzen Ei hervorgegangenen Magen der Fall ist. Die Magenanlage des Theilstückes entsteht nämlich nach der Darstellung von Fischel von der Trennungsfläche, zuweilen sogar von ihrer Mitte aus, und wächst von hier mit ihrem Grund der gewölbten ursprünglichen Oberfläche schräg entgegen, was schon eine andersartige Verwendung des Zellenmaterials als bei normaler Entwicklung bedingt. Ferner erhält jede der in Fig. 61 abgebildeten Larven auch ihr eigenes Centralnervensystem.

Somit lässt sich das scheinbar abweichende Verhalten des Ctenophoreneies, zumal wenn man die Bemerkungen über die Organisation des Eies in Capitel XVIII gebührend berücksichtigt, mit unserer Theorie leicht in Einklang bringen.

Man kann übrigens den mitgetheilten Versuchen der Zerlegung zwei- und viergetheilter Eier noch eine andere interessante Modification geben und dadurch erreichen, dass sich aus der zweigetheilten Eizelle weder ein einfacher Embryo, noch ihrer zwei, sondern ein verschieden gestaltetes Mittelding zwischen beiden, eine Doppelmissbildung, entwickelt. Zu dem Zwecke muss man versuchen, die beiden Theilhälften durch Schütteln oder andere Eingriffe nur theilweise von einander zu trennen; man muss nur die normale Correlation der

beiden Zellen, ihre bei dem Furchungsprocess entstandene Zusammenlagerung, ihre Form, die Vertheilung ihrer verschiedenen Substanzen, wo solche schärfer gesondert sind, stören und etwas abändern.

Auf diesem Wege lassen sich aus einem Ei an geeigneten Versuchsobjecten, besonders an Eiern von Amphioxus und Rana fusca, Missbildungen erhalten, bei welchen der vordere Theil des Körpers in grösserer oder geringerer Ausdehnung doppelt, der übrige hintere Theil einfach angelegt ist.

Durch Schütteln der Eier von Amphioxus rief Wilson in vielen Fällen nur eine Verschiebung der zwei, resp. vier ersten Furchungskugeln hervor und erzielte so gewissermaassen, als einen Compromiss zwischen einer doppelten und einer einfachen Entwicklung, Zwillinge von sehr verschiedener Form.

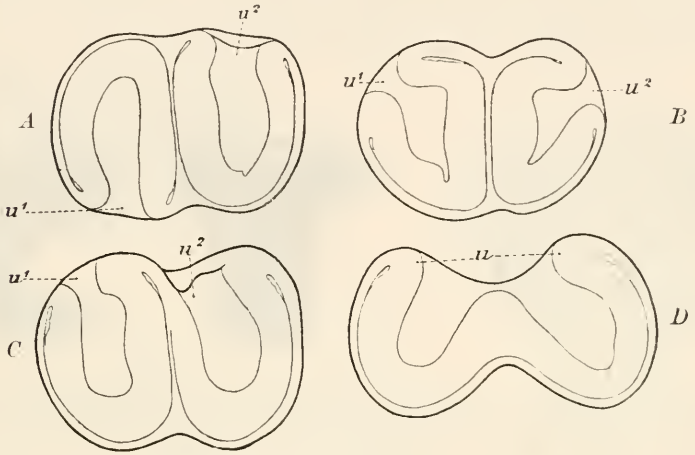



**Fig. 62. Vier Doppelgastrulae von Amphioxus** (*A B C D*), entstanden durch Schütteln des Eies auf dem Stadium der Zweitheilung, sieben Stunden nach der Befruchtung. Nach Wilson.

$u^1$ $u^2$ Nach verschiedenen Richtungen orientirter Urmund der zwei aus je einer Eihälfte entstandenen Gastrulae. *u* Gemeinsamer Urmund zweier Gastrulae.

Aus der Abhandlung von Wilson habe ich in Fig. 62 vier Beispiele von Doppelgastrulae zusammengestellt, welche in dieser Weise neben vielen anderen erhalten wurden. Sie zeigen, wie in Folge blosser Verschiebung der beiden ersten Theilhälften an einander aus jeder für sich eine Gastrula entstanden ist, die mit der andern bald mehr, bald minder weit zusammenhängt. Dabei sind in jedem der vier ausgewählten Fälle die Zwillingsgastrulae mit ihren Achsen und ihrem Urmund in verschiedener Weise zu einander orientirt. Entweder münden die beiden Gastrulahöhlen mit einem gemeinsamen, weiten Urmund aus (*D*), oder die beiden Blastopori sind ganz getrennt; hierbei können sie entweder neben einander (*C*) an der Oberfläche des Zwillings ausmünden, oder so, dass der eine nach vorn, der andere nach hinten (*A*), oder der eine nach links, der andere nach rechts (*B*) gelegen ist. Im weiteren Verlauf der Entwicklung muss das Aussehen der vier Zwillinge, wenn Nervenrohr, Chorda etc. angelegt werden, sehr verschieden ausfallen, wie sich aus der ungleichen Stellung der Achsen der Gastrulae zu einander von selbst ergibt.

Auch einige ältere derartige Doppelmissbildungen mit Chorda und Muskelsegmenten etc. hat Wilson gezüchtet und abgebildet, worüber das Nähere aus seiner Abhandlung zu ersehen ist.

Durch einen eigenartigen Kunstgriff hat ferner Oscar Schultze Verdoppelungen von Froscheiern erreicht, die sonst sehr wenig zu derartigen Missbildungen neigen. Er hat Froscheier zwischen horizontalen Objectträgern gepresst und unmittelbar nach der Zweitheilung umgekehrt. In jeder Theilhälfte machte sich hierauf das Bestreben geltend, die animale, pigmentirte Hälfte durch Umkehrung wieder mehr nach oben zu bringen. In Folge dessen wird allmählich die normale Lage der beiden Furchungshalbkugeln zu einander mehr gelockert und verändert. Ihre animalen Abschnitte stellen nicht mehr zusammen eine einfache animale Scheibe dar, sondern sind gleichsam in zwei getrennte Theile zerlegt, indem sich ein Streifen von vegetativer Dottermasse zwischen sie trennend hineinschiebt. Die so hervorgerufene Störung in der normalen Correlation der beiden Zellen

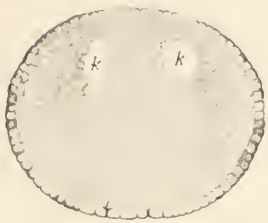



Fig. 63.

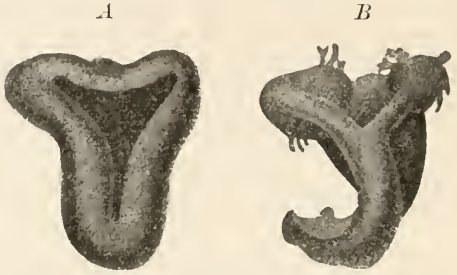



Fig. 64.

**Fig. 63. Schnitt durch ein comprimirtes und nach Beginn der ersten Furche gedrehtes Ei von Rana fusca auf dem Blastulastadium nach Aufhebung der Compression.** *k* Keimhöhle. Nach Wetzel.

**Fig. 64** *A* u. *B*. **Zwei zwischen horizontalen Platten gepresste Eier von Rana fusca,** welche auf dem Stadium der ersten Furche so gedreht wurden, dass das helle Feld genau nach oben gerichtet war. Nach Oscar Schultze.

*A* Medullarrinne mit vorderer Theilung als Anlage einer Duplicitas anterior.

*B* Dasselbe Ei zu einem typischen Dicephalus geworden.

wird dann im weiteren Verlauf wieder die Ursache, dass bei fortgesetzter Furchung zwei getrennte Furchungshöhlen (Fig. 63 *k k*) entstehen, dass aus dem einfachen Ei also eine Doppelkeimblase wird, dass sich an dieser zwei Gastrulaeinstülpungen bilden. Da jede der aus dem natürlichen Zusammenhang gebrachten Hälften sich theilweise für sich selbständig entwickelt, liefert das ursprünglich einfache, aber durch Compression und Umkehr in veränderte Bedingungen gebrachte Froschei anstatt eines einfachen Embryos Zwillinge, die theilweise unter einander zusammenhängen und einzelne Körpertheile gemeinsam haben.

Von den für die Theorie der Biogenesis ebenfalls sehr lehrreichen Doppelbildungen des Froscheies gebe ich drei Beispiele in den Fig. 64—67 aus den interessanten Abhandlungen von Oscar Schultze und von Wetzel, welcher die Umkehrversuche mit dem gleichen Erfolg wiederholt und die missgebildeten Eier auf Schnittserien weiter untersucht hat.

Fig. 64 *A* u. *B* stellt eine aus einem normalen Ei künstlich erzeugte Duplicitas anterior auf einem jüngeren (*A*) und älteren

Stadium (*B*) dar, beide vom Rücken aus gesehen. Auf dem jüngeren Stadium sind die Medullarwülste entwickelt, welche, von der Norm abweichend, eine in drei Zipfel auslaufende Rinne begrenzen. Die nach vorn gerichteten kürzeren Zipfel sind die Anlagen für zwei getrennte Köpfe, sie liefern beim Verschluss der Ränder der einander gegenüberstehenden Medullarwülste zwei Röhren, aus denen sich die einzelnen Blasen für zwei Gehirne differenziren. Der hintere Zipfel ist die Anlage für den hinteren gemeinsamen Rumpftheil der Doppelbildung, indem die gegenüberstehenden Medullarwülste bei ihrem Verschluss ein einfaches Rückenmarksrohr liefern.

Im Laufe der weiteren Entwicklung ist aus dem Stadium *A* der in *B* abgebildete Embryo entstanden mit zwei vollkommen getrennten, weit entwickelten Köpfen, deren jeder mit zwei grossen Kiemenbüscheln ausgestattet ist. Die Verdoppelung erstreckt sich auch noch auf den vordersten Theil des Rumpfes, während die Rumpfmitte und das

Fig. 65.

**Fig. 65. Ei von Rana fusca**, nach derselben Methode wie in Fig. 64 behandelt. Nach Oscar Schultze. Auf jeder der beiden Eihälften haben sich Medullarwülste entwickelt, deren Kopftheile jedoch entgegengesetzt gelagert sind.

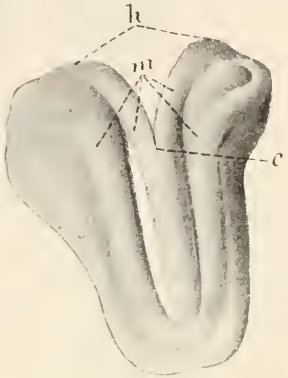



Fig. 66.

**Fig. 66. Ei von Rana fusca**, nach derselben Methode wie in Fig. 64 u. 65 behandelt. Nach Wetzel. Aus jeder Eihälfte ist ein Embryo mit Medullarwülsten entstanden. Beide Embryonen zeigen Rückenmark und Chorda getrennt, sind dagegen in der Bauchgegend verschmolzen.

*h* Getrennte Kopfenden. *m* Medullarwülste. *c* Linie, in der die median gelegenen Medullarwülste zusammentreffen.

Schwanzende einfach sind. Ventralwärts besitzt die Duplicitas anterior einen gemeinsamen Dottersack.

Noch weiter ist die Sonderung der beiden Anlagen in Fig. 65 gediehen. Aus jeder Hälfte des zweigetheilten Eies ist eine von hohen Medullarwülsten begrenzte, von der andern ganz isolirte Medullarrinne entstanden, und zwar so, dass ihre Kopfenden nach entgegengesetzten Enden in ähnlicher Weise wie bei der Doppelgastrula des Amphioxus (Fig. 62 *A*) orientirt sind. Aus den Anlagen kann man mit grosser Sicherheit hinsichtlich des weiteren Verlaufes wohl voraussagen, dass zwei mit ihren Achsenorganen vollkommen gesonderte Embryonen zu Stande kommen werden, die nur ventralwärts einem gemeinsamen Dottersack aufsitzen.

In dem dritten Beispiel endlich (Fig. 66) sind aus den beiden ersten Furchungszellen in Folge der Compression und Umkehrung zwei Embryonen hervorgegangen, die mit ihren Längsachsen parallel und dicht neben einander liegen, wie die Doppelgastrulae von Amphioxus (Fig. 62 *C*). Sie befinden sich auf dem Stadium der Medullarrinne

mit weit vorspringenden Rückenwülsten. Nur die Kopfenden, welche in derselben Richtung orientirt sind, weichen nach vorn, wie in der Fig. 64 *A*, ein wenig aus einander und sind vollständig gesondert.

Auf einer Querschnittserie (Fig. 67 *A* u. *B*) durch den abgebildeten Embryo (Fig. 66) sieht man in dem Schnitt durch das Kopfende (Fig. 67 *A*) zwei in sich abgeschlossene Kopfdarmhöhlen (*en*), zwei Rückenseiten (*ch*) und zwei Hirnanlagen, zwischen welche eine tiefe,

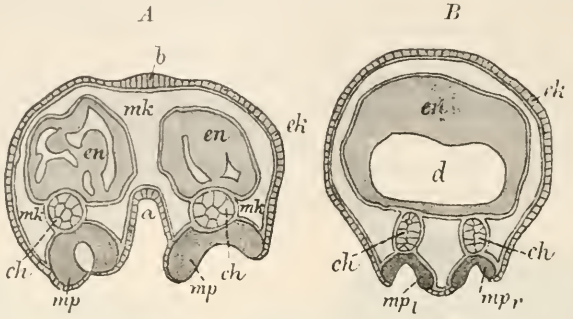



**Fig. 67** *A* u. *B*. **Zwei Durchschnitte durch die in Fig. 66 abgebildete Doppelmissbildung.** Nach Wetzel.

von Ektoderm ausgekleidete Rinne einschneidet. Die eine Hirnanlage ist bereits zum Rohr geschlossen, die andere noch als Rinne geöffnet. In der Mitte der Doppelbildung (Fig. 67 *B*) sind beide Anlagen näher zusammengerückt. Während ventralwärts die in den Kopfanlagen getrennten Darmhöhlen zu einem Hohlraum verschmolzen sind, haben sich die Rückenorgane noch ganz gesondert erhalten, doch liegen die beiden Medullarrinnen so dicht zusammen, dass die einander zugekehrten Medullarwülste sich mit ihren Rändern fast berühren.

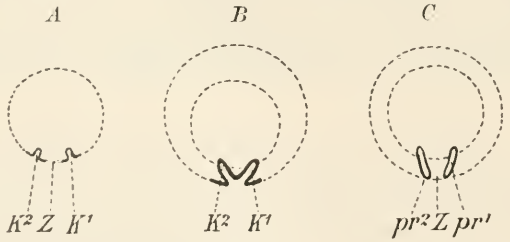



**Fig. 68.** *A* u. *B* **Zwei Schemata zur Erläuterung der Entstehung einer Doppelmissbildung des Lachses aus zwei Gastrulaeinstülpungen.** $K^1$ $K^2$ Rechte und linke Kopfanlage einer Doppelbildung. *Z* Zwischenstück.

*C* **Schematische Darstellung der Keimscheibe eines Hühnchens mit zwei Primitivrinnen.**

Aehnliche Doppelmissbildungen, wie sie in Folge künstlicher Eingriffe durch einfache Verlagerung der Furchungselemente eines ganz normalen, einfachen Eies willkürlich erzeugt werden können, kommen in der Natur zuweilen auch ohne gewaltsamen Eingriff zur Entwicklung aus Ursachen, die sich noch unserer Kenntniss entziehen. Besonders häufig werden sie bei den grossen, dotterreichen Eiern der Fische (Forellen), Reptilien und Vögel beobachtet.

An einem sonst anscheinend normalen Ei entstehen anstatt einer zwei Gastrulaeinstülpungen an zwei getrennten Stellen der Keimblase (Randzone der Keimscheibe meroblastischer Eier, Fig. 68 *A*). Je nach der Lage der zwei Einstülpungen, die gleichsam als die Krystallisationspunkte für die weitere Embryobildung bezeichnet werden können, werden jetzt die Embryonalzellen der Keimscheibe in den Entwicklungsprocess hineingezogen, in genauer bestimmte Lagen zu einander gebracht und zur Organbildung benutzt. Im Anschluss an eine doppelte Gastrulaeinstülpung entstehen dann zum Beispiel anstatt zweier vier Ohrbläschen, vier Augenbläschen, vier Geruchsgrübchen etc. aus Zellgruppen, die durch ihre Lage zu den Orten der ersten Einstülpung bestimmt werden.

Je nachdem ferner die zwei Gastrulaeinstülpungen am Keimscheibenrand in grösserer Nähe oder in grösserer Entfernung von einander aufgetreten sind, fallen die vorderen verdoppelten Rumpftheile kürzer oder länger aus, wovon dann wieder die Länge des sich einfach anlegenden hinteren Körperendes abhängt (Fig. 68 *B C*).

Wie leicht ersichtlich ist, bilden die Doppelmissbildungen, deren Entstehung durch die experimentell erzeugten Formen unserem Verständniss erheblich näher gerückt ist, ein sehr werthvolles und beweiskräftiges Material für die Lehre, dass die Embryonalzellen nicht von vornherein für bestimmte Aufgaben im Entwicklungsprocess specificirt sind, sondern je nach den Bedingungen, unter welche sie auf dem normalen oder auf dem experimentell abgeänderten Wege gerathen, zu dieser oder jener Rolle determinirt und zum Aufbau dieses oder jenes Organes und Gewebes verwandt werden. Denn je nachdem durch künstliche Eingriffe die beiden ersten Theilstücke gegen einander verschoben und in verschiedene Stellungen gebracht werden, nehmen aus ihnen vollkommene oder partielle Verdoppelungen der mannigfachsten Art ihren Ursprung. Wer nur irgend wie mit den Grundprocessen bekannt ist, durch welche sich die Entwicklung eines Thieres vollzieht, wird einsehen, dass die Gesetzmässigkeiten, welche in der ausserordentlich regelmässigen Zusammenpassung der correspondirenden Organe der linken und der rechten Körperhälfte auch bei den Doppelmissbildungen zu beobachten sind, sich allein aus Wachsthumscorrelationen begreifen lassen, das heisst aus den Beziehungen, in welche die vorhandenen, bestimmt gelagerten Embryonalzellen durch den Entwicklungsprocess gebracht werden. Alle Präformationshypothesen versagen hier ihren Dienst oder müssen mit Zusatzhypothesen derart beladen werden, dass sie auch dadurch in ihr Gegentheil verwandelt werden.

Im Uebrigen ergibt schon, von allen Experimenten abgesehen, eine einfache Ueberlegung, dass auch bei Annahme erbgleicher Theilung jedes Mal die neugebildeten Zellen ihre Beziehungen zum Ganzen und mithin zum zukünftigen Endproduct des Entwicklungsprocesses, wenn wir ihren Antheil daran gewissermaassen in Gedanken voraus bestimmen wollen, fortwährend verändern, ohne dass wir mit Weismann und Roux zu dem Zweck eine Zerlegung des Keimplasmas in differente Determinantengruppen anzunehmen haben. Denn auf der ersten Stufe der Furchung macht jede Zelle die Hälfte des Ganzen, auf der zweiten Stufe nur ein Viertel, dann nur ein Achtel, ein Sechszehntel und so weiter aus und nimmt demnach selbstverständlicher Weise auf jeder Stufe in anderen Bruchwerthen an der Ausbildung des entwickelten Organismus Theil. Dabei verändert sich auch die Form der Zellen,

indem sie Halbkugeln, Quadranten, Octanten etc. werden, nach allgemeinen Gesetzen, die sich aus dem Verhältniss der Theile zur Natur des Ganzen ergeben. Und so ändern sich einfach in Folge erbgleicher Theilung noch viele andere Beziehungen der Zellen zu einander und zur Aussenwelt.

Erstens ruft die Kernsubstanz — um noch einige besonders deutlich zu Tage tretende Verhältnisse herauszugreifen — eine immer grösser werdende Mannigfaltigkeit schon allein dadurch hervor, dass sie sich durch eine Reihe der verwickeltsten chemischen Processe Schritt für Schritt Stoff aus dem im Ei aufgespeicherten Reservematerial und Sauerstoff aus der umgebenden Atmosphäre aneignet. Denn die Massenzunahme der Kernsubstanz hat nach allgemeinen Gesetzen des organischen Wachsthums und der organischen Zeugung ihre fortlaufende Vermehrung in 2, 4, 8, 16 gleichartige Stücke etc. zur Folge. Die Vermehrung ist aber gleichzeitig wieder die Ursache für eine sich stetig ändernde räumliche Vertheilung der Substanz. Die 2, 4, 8, 16 etc. durch Theilung entstandenen Kerne weichen ebenfalls wieder nach Gesetzen in entgegengesetzten Richtungen aus einander und gewinnen in bestimmten Abständen von einander neue Stellungen im Eiraum. Waren Anfangs alle Stofftheilchen des Eies um den befruchteten Kern herum als einziges Kraftcentrum angeordnet, so gruppiren sie sich jetzt um so viel individuelle Centren herum, als neugebildete Kerne vorhanden sind, und sondern sich um dieselben zu Zellen ab.

Ohne Frage hat das Ei als vielzelliger Organismus im Vergleich zum Ausgangsstadium seine Qualität Schritt für Schritt verändert, schon allein durch den Process der erbgleichen Theilung.

In einer zweiten Beziehung geschieht dies auch dadurch, dass die entwicklungsfähige Substanz mit jeder Theilung eine grössere Oberfläche gewinnt, durch welche sie mit der Umgebung in Verkehr tritt. Die sogenannte Hautschicht der ungetheilten Eizelle vergrössert sich fortwährend erheblich mit der Zwei-, der Viertheilung und so fort.

Drittens treten in Folge der Zerlegung Spalten in der entwicklungsfähigen Substanz auf, die Anfangs eine compacte, zur Kugel geformte Masse darstellte. Die Spalten fliessen allmählich nach innen zu einem grösseren Hohlraum zusammen, der sich durch Absonderung von Flüssigkeit zur Keimblasenhöhle ausweitet.

Um alle diese Vorgänge zu verstehen, bedarf es nicht der Annahme besonderer im Keimplasma gelegener Determinanten, die durch erbungleiche Theilung in verschiedener Weise auf die Zellen vertheilt werden. Selbst die Entstehung der Keimblase lässt sich aus den Beziehungen der Zellen des Eies zu einander und zur Aussenwelt begreifen, wenn man bedenkt, dass alle durch Theilung gebildeten Zellorganismen auf den Verkehr mit der Aussenwelt behufs Stoffaufnahme und Stoffabgabe, dieser beiden nothwendigen Kehrseiten des Lebens, angewiesen sind. Schon allein um den für sie so unentbehrlichen Sauerstoff zu beziehen, müssen die Zellen an die Oberfläche emporddrängen und sich dadurch als Bausteine zur Wand einer Hohlkugel verbinden.

Bergmann und Leuckart haben bereits vor langer Zeit das allgemeine Gesetz aufgestellt, dass ein Zellenhaufen, sei er eine Kugel oder ein Cubus, sich nicht durch fortgesetzte Auflagerung neuer Zellen-

schichten an seiner Oberfläche vergrössern kann, da dann die centrale Zellenmasse ihrer Lebensbedingungen beraubt würde. Es besteht eben ein durchgreifender fundamentaler Unterschied zwischen dem Wachsthum eines Organismus und eines Krystallindividuums.

Ein Krystall kann in seiner Mutterlauge wachsen, indem er auf seiner Oberfläche immer neue Theilchen ansetzt, gemäss der seiner Substanz eigenthümlichen Art zu krystallisiren. Die einmal auskrystallisirten Theilchen beharren in ihrer Anordnung, auch wenn neue Schichten auf der Oberfläche sich abscheiden, und können so, wie beim Bergkrystall, Jahrtausende bestehen bleiben, wenn sie nicht durch veränderte äussere Eingriffe in ihrem Beharrungsvermögen gestört werden.

Die ein Lebewesen aufbauende Substanz aber kann in dieser Weise nicht wachsen. Sie nimmt Stoffe von aussen auf, um sie, nicht wie der Krystall an ihrer Oberfläche abzusetzen, sondern ihrem Innern (durch Intussusception) einzuverleiben. Sie kann auch nicht, ohne der Zerstörung zu verfallen, in dem einmal angenommenen Zustand beharren; denn sie muss Stoffe umsetzen, worin ja der Lebensprocess zu einem wesentlichen Theil mit besteht, und ist hierbei auf die stete Wechselwirkung mit der Aussenwelt angewiesen. Daher kann sie beim Wachsthum nur solche Formen annehmen, welche ihr gestatten, mit der Aussenwelt beständig in Fühlung zu bleiben. Fast jedes Wachsthum von Zellenaggregaten muss mit einer möglichst grossen Oberflächenentwicklung verknüpft sein, ein Satz, welcher von fundamentalster Bedeutung für das Verständniss pflanzlicher und thierischer Gestaltbildung ist.

Wie bei der Entwicklung der Keimblase tritt uns die Bedeutung dieses Satzes auf den verschiedensten Stadien des Entwicklungsprocesses entgegen, wie an anderer Stelle (Cap. XV) noch ausführlicher erörtert werden wird. Die jeweilige Form erscheint so in mancher Hinsicht als eine Function des Wachsthums der organischen Substanz; ihr Bestand ist an bestimmte Bedingungen gebunden, die, wenn sie in Folge fortschreitenden Wachsthums sich verändern, bei der reactionsfähigen Substanz zu einer zweckentsprechenden Veränderung der Form führen.

Dafür, dass auch auf späteren Stadien der Entwicklung die schon zu Organen gesonderten Zellen des Embryos durch ihre Correlationen zu einander die Gestaltungsprocesse beeinflussen, bietet ein lehrreiches Beispiel die Art und Weise, wie bei den Wirbelthieren dem Athembedürfniss des Embryos genügt wird. Während bei den Anamnia an den Kiemenspalten sich Kiemenblättchen als Athmungsorgane entwickeln, wird bei den Amnioten, weil ihre Körperoberfläche durch den Einschluss in mehrere Hüllen in ungünstige Lage zu der Sauerstoffquelle gebracht ist, das Athmungsbedürfniss durch einen günstiger gelegenen, geeigneten Abschnitt einer Eihülle (Allantois der Reptilien und Vögel, Placenta der Säugethiere) befriedigt. Die Folge davon ist, dass bei allen Amnioten, obwohl Kiemenspalten noch nach wie vor angelegt werden, doch die Entwicklung von Kiemenblättchen an ihren Wandungen ausnahmslos unterdrückt ist. Indem aber die in dieser Gegend ursprünglich localisirte Athmungsfunction auf einen anderen Theil des Organismus übergegangen ist, hat sie zugleich auch die Gestaltbildung sehr wesentlich beeinflusst, theils durch den Ausfall

der nutzlos gewordenen Kiemen, theils durch die anderen Processe, welche wieder mit diesem Ereigniss causal verknüpft sind, wie der nachfolgende Verschluss der Kiemenspalten, die Umwandlung im Skelett und Muskelapparat, in den Gefässen, Nerven, Drüsen der Halsgegend.

So zieht Veränderung eines Theiles auf vielen verschiedenen Wegen zahlreiche Veränderungen an anderen Theilen bald in einer für uns erkennbaren, bald noch verborgenen Weise auf jeder Stufe des Entwicklungsprocesses nach sich. Ein Factor verändert viele andere Factoren durch seine Beziehungen zu ihnen, so dass schliesslich eine kleine Ursache fast im ganzen Organismus Wandlungen grösseren und geringeren Grades hervorbringen kann.

Die Ergebnisse unserer Betrachtungen lassen sich mithin in den Satz zusammenfassen:

Durch die nach allgemeinen Gesetzen vor sich gehenden, sich stetig verändernden Beziehungen der sich vermehrenden Zellen der entwicklungsfähigen Substanz und durch die gleichfalls einer steten Veränderung unterliegenden Beziehungen dieser inneren zu den äusseren Factoren werden auf jeder Stufe des Entwicklungsprocesses neue Gestaltungen in einer sich immer mehr complicirenden Mannigfaltigkeit hervorgerufen.

## Literatur zu Capitel X.


1) L. Chabry. *Embryologie normale et tératologique des ascidies. Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris. 1887.*
2) C. Chun. *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel Bd. I. 1880.*
3) *Derselbe. Die Dissogenie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschrift für Leuckart. 1892.*
4) Crampton. *Experimental studies on gasteropod development. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. III. 1896.*
5) *Derselbe. The Ascidian half-embryo. Annals of the New York Acad. of sciences Vol. X. 1897.*
6) Driesch. *Entwicklungsmechanische Studien I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. 1892.*
7) *Derselbe. Entwicklungsmechanische Studien III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. Ebenda Bd. LV. 1893.*
8) *Derselbe. Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. I.*
9) *Derselbe und* T. H. Morgan. *Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. II.*
10) Alfred Fischel. *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. I. Von der Entwicklung isolirter Eitheile. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. VI. 1897.*
11) Karl Heider. *Ueber die Bedeutung der Furchung gepresster Eier. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. V. 1897.*
12) Amadeo Herlitzka. *Contributo allo studio della capacita evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritone. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. II.*
13) *Derselbe. Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone. (Molge cristata) Archiv f. Entwickl.-Mech. der Organismen Bd. IV. 1897.*
14) *Derselbe. Ricerca sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionale. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. VI. 1897.*
15) Hertwig. *Urmund und Spina bifida. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX. 1892.*
16) *Derselbe. Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLII.*
17) *Derselbe. Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. Ein Vortrag. Berlin 1892.*
18) Jacques Loeb. *Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. I.*

19) **Morgan.** *The formation of one Embryo from two Blastulae. Studies of the „partial" Larvae of Sphaerechinus. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. II. 1896.*
20) *Derselbe. Experimental studies of the Blastula and gastrula stages of Echinus. Ebenda.*
21) *Derselbe. The development of the frog's egg. New York. The Macmillan Comp. 1897.*
22) *Derselbe. Half-embryos and Whole-embryos from one of the first two Blastomeres of the frog's egg. Anat. Anzeiger Bd. X.*
23) *Derselbe. Experimental studies on Teleost egg. Anat. Anzeiger Bd. VIII.*
24) *Derselbe. Experimental Studies on echinoderm egg. Anat. Anzeiger Bd. IX.*
25) **A. Rauber.** *Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Morphol. Jahrbuch Bd. V. 1879. Bd. VI. 1880.*
26) **Roux.** *Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Archiv Bd. CXIV. 1888.*
27) *Derselbe. Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. d. anat. Gesellsch. d. 6. Vers. in Wien 1892.*
28) *Derselbe. Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. 1893.*
29) *Derselbe. Ueber die verschiedene Entwicklung isolirter erster Blastomeren. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. I.*
30) **Oscar Schultze.** *Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung, sowie über die mit Hilfe der Schwerkraft mögliche künstliche Erzeugung von Doppelmissbildungen. Verhandl. d. physik.-medic. Gesellsch. zu Würzburg Bd. XXVIII Nr. 2. 1894.*
31) *Derselbe. Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. I. 1894.*
32) **Wetzel.** *Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmissbildungen von Rana fusca. Inaug.-Diss. 1896.*
33) *Derselbe. Ueber die Bedeutung der circulären Furche in der Entwicklung der Schultze'schen Doppelbildungen von Rana fusca. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLVI. 1895.*
34) **Wilson.** *Amphioxus and the mosaic theory of development. Journal of morphology Vol. VIII Nr. 3.*
35) *Derselbe. On cleavage and mosaic-work. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. III.*
36) **Raffaello Zoja.** *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse e di altri organismi. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. I u. II.*

# ELFTES CAPITEL.

## Die inneren Factoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

### B. Die Correlationen der Organe und Gewebe auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus.

Wenn schon bei Beginn des Furchungsprocesses die beiden ersten Theilhälften des Eies, wie die Experimente gelehrt haben, je nach ihrer gegenseitigen Lage und Beziehung verschiedenerlei Wirkungen auf einander ausüben, welche für die weitere Gestaltung des Entwicklungsprocesses ausschlaggebend sind, aber in ihren Folgen im voraus sehr schwierig zu beurtheilen sind, um wie viel mehr muss diese Schwierigkeit zunehmen, wenn es sich darum handelt, die zahllosen Correlationen zu begreifen, welche auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus zwischen den Milliarden von Zellen stattfinden, welche in sehr kunstvoller Weise in zahlreichen Schichten angeordnet und in grösseren und kleineren Gruppen zu Organen und Geweben geordnet sind!

Um in das unendlich verwickelte Getriebe einen einigermaassen orientirenden Einblick zu gewinnen, sei folgender Weg eingeschlagen. Zunächst soll an einigen besonders instructiven Beispielen aus dem Pflanzen- und Thierreich gezeigt werden, wie die zahlreichen verschiedenen Theile eines Organismus in Abhängigkeit von einander stehen und zu ihrer Erhaltung auf einander angewiesen sind. Alsdann wollen wir versuchen, unser Thema in systematischer Weise zu zergliedern, indem wir die im Körper stattfindenden Correlationen in Gruppen eintheilen in ähnlicher Weise, wie es mit den äusseren, auf den Organismus einwirkenden Factoren geschah.

#### Beispiele leicht wahrnehmbarer, ausgebreiteter Correlationen bei Pflanzen und bei Thieren.

Bei den Pflanzen lässt sich eine tief eingreifende Correlation zwischen ihren oberirdischen und ihren unterirdischen Theilen leicht nachweisen. „Es stehen," wie Vöchting bemerkt, „an einem unter normalen Bedingungen und ungestört wachsenden Baume alle Organe unter einander in einem bestimmten Verhältniss. Einer gewissen An-

zahl von Blättern entspricht eine bestimmte Summe von Zweigen und Aesten. Diese entspringen einem Stamm von proportionaler Dicke, und dieser ruht endlich auf einer Hauptwurzel, die einer proportionalen Zahl von Seitenwurzeln den Ursprung gibt. Zwischen allen diesen Theilen herrscht unter normalen Verhältnissen ein Gleichgewichtszustand. Ein Apfelbaum, der auf der Grenze zwischen bearbeitetem Gartenboden und Rasen steht, wächst auf der dem ersteren zugewandten Seite ungleich kräftiger als auf der entgegengesetzten. Würde man einem Apfelbaum, der drei Hauptwurzeln und drei ihnen entsprechende Hauptäste besässe, eine der Wurzeln amputiren, so würde der zugehörige Ast in der Entwicklung zurückbleiben, ohne jedoch zu Grunde zu gehen." „Dieses Gleichgewichtsverhältniss ist verschieden, je nach der specifischen Natur des Baumes; es ist ein anderes bei der Eiche, ein anderes bei der Buche; es ist verschieden bei differenten Varietäten derselben Art etc."

Durch das Experiment kann man die hier berührte Correlation zwischen den ober- und unterirdischen Theilen einer Pflanze leicht über jeden Zweifel sicher stellen. Wir bedienen uns eines von Sachs angeführten Beispiels:

Lässt man eine Tabakpflanze, einen Ricinus oder eine Sonnenrose sich im freien Lande auf gutem Boden oder in einem Blumentopf entwickeln, der mit etwa 3 Liter bester Gartenerde gefüllt ist, so erhält man im Laufe von 100—120 Tagen zwei sehr verschieden aussehende Pflanzen. Im freien Lande ist ein zuweilen armdicker Stamm mit zahlreichen grossen Blättern und einem üppigen Wurzelwerk entstanden; im Blumentopfe dagegen, auch wenn er unter den günstigsten Bedingungen im Freien steht und öfters mit guten Nährlösungen begossen wird, hat sich nur ein Stamm von Fingerdicke entwickelt, und mit einer gesammten Blattfläche, welche kaum den fünften oder sechsten Theil der anderen Pflanze beträgt; dort ist also eine grosse und kräftige, hier eine kleine und schwächliche Pflanze trotz guter Ernährung entstanden.

Der wesentliche Grund für den Unterschied in der Entwicklung ist einzig und allein in dem Umstand zu suchen, dass in dem beschränkten Raum des Blumentopfes das Wurzelwerk des Pflänzchens sich nicht in der Mächtigkeit und unter so günstigen Bedingungen wie im freien Lande hat ausbilden können. In Folge des mangelhaften Wurzelwachsthums aber ist das Wachsthum der Blätter wieder gehemmt worden, da sie weniger Nahrung aus dem Boden (Wasser und Salze) zugeführt erhalten. Die kleineren Blätter aber assimiliren nun auch ihrerseits weniger, was wieder auf die Holzbildung im Stamm zurückwirkt. So treten uns in dem noch relativ einfachen Beispiel eine Anzahl von correlativen Veränderungen als eine zusammenhängende Kette von Ursachen und Wirkungen entgegen.

Aehnliche Correlationen des Wachsthums kann man bei den Pflanzen leicht in der verschiedensten Weise durch äussere Eingriffe hervorrufen. Wie bekannt, wachsen die Fichten an ihrem oberen Ende in verticaler Richtung vermittelst des Gipfeltriebes in die Länge und erzeugen unter ihm sich in horizontaler Richtung ausbreitende Seitensprosse, welche zu vier bis fünf in einem Quirl zusammengeordnet sind. Wenn nun der Gipfeltrieb einer Fichte abgeschnitten oder durch irgend einen anderen Umstand zerstört wird, so müsste man erwarten, dass das Längenwachsthum mit der Entfernung des

ihm dienenden Organes aufhören würde. Anstatt dessen wird durch correlatives Wachsthum die Verstümmelung nach einiger Zeit ausgeglichen. Einer der ursprünglich in horizontaler Richtung wachsenden Seitenäste nämlich beginnt jetzt allmählich sich aufzurichten und seine dorsoventrale Beschaffenheit zu verlieren; er wird orthotrop, tritt schliesslich ganz in die Stelle des Gipfelsprosses ein, wächst wie dieser in verticaler Richtung weiter und erzeugt wie dieser jetzt Quirle von sich horizontal ausbreitenden Seitensprossen.

Das correlative Wachsthum, das zwischen den verschiedenen Organen einer Pflanze besteht, gibt dem Gärtner Gelegenheit zu mannigfachen zweckmässigen Eingriffen, durch welche er viele Pflanzen wie eine plastische Masse seinen Zwecken entsprechend formt. Da unentwickelte Knospen noch indifferente Gebilde sind, deren weiteres Wachsthum durch ihre Stellung an der ganzen Pflanze durch Correlation bestimmt wird, kann er sie durch Beschneiden, durch Krümmen, durch Horizontalbinden der Zweige etc. bestimmen, dass sie entweder zu einem längeren oder kürzeren Laub- oder zu einem Blüthenzweig auswachsen. „Um zum Beispiel bei Prunus spinosa einen Langspross an Stelle eines Dorns entstehen zu lassen, braucht man nur im Frühjahr einen im Wachsthum begriffenen Langtrieb auf geeigneter Höhe zu durchschneiden. Aus der oder den unter dem Schnitt gelegenen Knospen entwickeln sich nun Langsprosse, welche dem mütterlichen Träger gleichen und dessen ununterbrochenes Wachsthum fortsetzen, während sie sich an der unverletzten Achse zu Dornen umgebildet haben würden. Wir verwandeln somit die Anlage eines Dornes in die eines langen Laubsprosses“ (Vöchting).

In allen derartigen Fällen correlativen Wachsthums scheint es, um uns eines Ausspruches von Nägeli zu bedienen, als ob das Idioplasma genau wüsste, was in den übrigen Theilen der Pflanze vorgeht, und was es thun muss, um die Integrität und die Lebensfähigkeit des Individuums wieder herzustellen.

Bei den viel weiter und höher differenzirten Thieren herrscht eine noch viel grössere Harmonie und gegenseitige Abhängigkeit zwischen einzelnen Organen und Geweben, so dass Veränderung in dem einen Theil allmählich auch eine Masse weiterer Veränderungen in vielen anderen Theilen unfehlbar zur Folge hat. Auch hierfür zwei Beispiele.

Zur Fortbewegung in der Luft sind viel stärkere motorische Kräfte erforderlich als zur Fortbewegung auf dem Lande oder in dem Wasser. Bei den Vögeln sind daher die zum Flügelschlag hauptsächlich gebrauchten Muskeln, nämlich die grossen M. pectorales, zu so gewaltigen Massen wie sonst bei keinem anderen Wirbelthier entwickelt. Besonders mächtig aber sind sie bei den besten Fliegern, unter denen die kleinen, pfeilschnell durch die Luft schiessenden Kolibris in erster Reihe stehen. Den Gegensatz zu ihnen bilden die Laufvögel, von denen die Strausse ihre vorderen Extremitäten überhaupt nicht mehr zum Flug benutzen können und daher auch nur schwach entwickelte Brustmuskeln besitzen.

In allen Fällen nun, in denen durch Anpassung an das Fliegen die Brustmuskulatur stark ausgebildet ist, hat sie an einer grossen Reihe anderer Organsysteme entsprechende correlative Abänderungen nach sich gezogen. Zu grossen Muskelmassen gehört ein entsprechend grosses Ursprungsgebiet am Skelett. In Folge dessen sehen wir bei

allen Zugvögeln das Brustbein, damit es den zahlreicher gewordenen Fasern des Musc. pectoralis eine genügende Ursprungsfläche darbietet, mit einer grossen Crista sterni ausgerüstet; diese gewinnt wieder die grössten Dimensionen bei den besten Fliegern mit den stärksten M. pectorales. So ist bei den kleinen Kolibris (Fig. 69) der Brustbeinkamm von einer ganz überraschenden Höhe, indem er noch um ein Beträchtliches den sterno-vertebralen Durchmesser des Brustkorbes übertrifft. Im Gegensatz dazu fehlt eine Crista sterni ganz bei den Straussen mit ihrer verkümmerten Brustmuskulatur.

Zu der offenkundigen Correlation zwischen Muskel- und Knochensystem gesellen sich noch zahlreiche andere. Da jede Muskelfaser von einer Nervenfaser innervirt wird, erfahren die Nervi pectorales bei den Flugvögeln eine entsprechende Zunahme durch correlatives Wachsthum. Wahrscheinlich sind hiermit wieder Veränderungen an den Ursprungsstellen der Nerven im Rückenmark verknüpft, da die motorischen Nervenfasern als Achsencylinder-Fortsätze aus motorischen Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen; vielleicht reichen sogar die correlativen Veränderungen bis in die Hirnrinde hinein, wo die Pyramidenbahnen ihre centralen Ursprünge haben.

**Fig. 69. Skelett eines Kolibri (Lampornis).** Die Crista sterni übertrifft an Höhe um ein Erhebliches den Sterno-vertebral-Durchmesser des Brustkorbes.

Wie das Nervensystem wird auch das Blutgefässsystem verändert, indem das Caliber der die Brustmuskeln ernährenden Arteriae thoracicae in entsprechender Weise zunimmt. Mit der Vergrösserung des Durchmessers muss sich die Gefässwand verdicken und in ihren Schichten sich der stärkeren Beanspruchung gemäss histologisch verändern: sie muss eine dickere Intima, mehr elastisches Gewebe und zahlreichere glatte Muskelzellen erhalten. Und wenn wir das correlative Wachsthum noch mehr in seinen Einzelheiten verfolgen wollen, so müssen wir weiter hinzufügen, dass mit der neu entstandenen und vergrösserten Crista sterni, dem stärker gewordenen Nerv etc. ebenfalls veränderte Verhältnisse in der Vertheilung der Blutgefässe zusammenhängen.

Correlative Veränderungen geht ferner auch das mit allen genannten Organen in Verbindung stehende faserige Bindegewebe ein. Der stärker gewordene Musculus pectoralis schafft sich eine entsprechend starke Ansatzsehne am Oberarmknochen, welcher selbst in Folge dessen mit einer ansehnlicheren Tuberositas an der Ansatzstelle ausgestattet wird. Das interstitielle Bindegewebe zwischen den Muskelfasern nimmt zu. Der dickere Nervenstamm erhält ein entsprechendes Perineurium.

In dieser Weise hat die durch Anpassung an den Flug hervorgerufene Vergrösserung der Brustmuskeln mit Nothwendigkeit eine sehr grosse Anzahl Veränderungen, die auf correlativem Wachsthum beruhen. Veränderungen an Organen und vielen Geweben zu ihrer Folge gehabt, wobei wir noch von zahllosen anderen Processen im Körper (an Lunge, Herz etc. etc.) ganz absehen.

Während in dem angeführten Beispiel die zusammengehörigen correlativen Veränderungen sich in ihrem ursächlichen Zusammenhang ziemlich klar übersehauen lassen, fehlt uns in anderen Fällen, aus denen wir das zweite Beispiel herausgreifen, zur Zeit noch die tiefere Einsicht.

Mehr oder minder unverständlich ist uns der Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und der sogenannten secundären Sexualcharaktere, die bei manchen Thieren, wie einzelnen Vögeln und Säugethierarten, in so ausgeprägter Weise vorhanden sind. Bei den Hühnervögeln unterscheidet sich die männliche von der weiblichen Form durch den Besitz eigenthümlicher blutreicher Hautlappen am Kopf, durch die eigenartige Befiederung, namentlich des Halses; bei den Schweinearten sind die Eckzähne des Männchens zu den mächtigen Hauern entwickelt; beim Menschen treten Unterschiede in der Behaarung, in der Form des Kehlkopfes und der von ihr abhängigen tieferen oder höheren Stimmlage ein.

Dass die Ausbildung der secundären Sexualcharaktere in Correlation zu der Entwicklung der männlichen oder weiblichen Geschlechtsdrüsen erfolgt, lässt sich experimentell beweisen; denn sie lässt sich ganz oder theilweise unterdrücken, wenn man den männlichen Thieren, z. B. dem Hahn bald nach seinem Auskriechen aus dem Ei, oder dem neugeborenen Eber die Hoden castrirt. Ferner ist von der Henne bekannt, dass sie in vorgeschrittenem Alter, wenn die Eientwicklung im Ovarium aufhört, bei der Mauserung in der neu sich bildenden Befiederung dem Hahne ähnlicher wird; man hat daher den bei alten Hennen gelegentlich auftretenden Zustand als Hahnenfedrigkeit bezeichnet. Auch menschliche Eunuchen erfahren in Folge der Castration mangelnde Ausbildung der secundären Sexualcharaktere, zeichnen sich durch verändertes Wachsthum des Kehlkopfes, hohe Stimme und mangelhaften Bartwuchs aus.

Wenn auf der einen Seite der Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und der secundären Sexualcharaktere nicht in Abrede gestellt werden kann, so fehlt uns auf der anderen Seite doch das tiefere Verständniss dafür. Wird die Correlation zwischen den Organen, welche functionell direct nichts mit einander zu thun haben, durch das Nervensystem vermittelt, oder sind es vielleicht besondere Substanzen, welche vom Hoden oder Eierstock abgesondert werden, in den Blutsstrom gerathen und so die weit abgelegenen Körpertheile zu correlativem Wachsthum veranlassen? Zu einem Entscheid der aufgeworfenen Alternative fehlt es noch an jeder experimentellen Unterlage.

### Eintheilung der Correlationen in einzelne Gruppen.

Zum richtigen Verständniss der Correlationen muss man in Betracht ziehen, dass innerhalb eines Organismus, wie auf Seite 75 aus einander gesetzt wurde, sich jeder Theil zum anderen als Aussenwelt verhält. Daher sind für

die Beurtheilung ihrer gegenseitigen Beziehungen dieselben Gesichtspunkte maassgebend wie für die Beziehungen zwischen Organismus und Aussenwelt. Wie letztere auf den Organismus mit unzähligen, mannigfaltigen Reizen einwirkt, die wir als mechanische, chemische, thermische, elektrische etc. unterschieden haben, so ist auch im Organismus in genau dergleichen Weise ein Theil als eine Reizquelle für andere Theile anzusehen.

Hierbei sind es nicht bloss die Nerven, welche Reize übertragen. Solche können vielmehr noch auf manchen anderen Wegen übermittelt werden. Zellen, welche besondere Stoffe in die Säfte des Körpers abscheiden, liefern ebenso viele chemische Reize, welche an den verschiedensten, oft vom Entstehungsort weit abgelegenen Stellen ihre Wirkungen auf andere reizempfängliche Zellen ausüben können. Denn durch Lymphe und Blut werden die als Reiz wirkenden Substanzen bald hier-, bald dorthin fortgeleitet. Ebenso wird beim Lebensprocess der Zellen Wärme producirt, die ebenfalls, indem sie zunächst die Bluttemperatur bestimmt, an einzelnen Stellen des Körpers als Reiz zu besonderen Wirkungen führen kann. An mechanischen Reizen zwischen den Geweben und Organen des Körpers fehlt es gleichfalls nicht. Wie die Zellen, üben die wachsenden Gewebe und Organe einen Druck auf einander aus und bestimmen sich dadurch in ihrer äusseren Form. Muskeln wirken durch Zug und Dehnung auf manche Theile des Körpers, besonders aber auf das faserige Bindegewebe ein, das sie dementsprechend formen. Die Wandungen von Hohlräumen können durch wechselnde Füllung bald übermässig ausgedehnt, bald erschlafft und dadurch in sehr verschiedene Spannungszustände versetzt werden.

Je nach den in Frage kommenden Reizen können wir daher auch die Correlationen des Körpers in Gruppen eintheilen, in Correlationen, welche durch chemische, oder durch mechanische, oder durch Nervenreize vermittelt werden. Dazu kommen noch Wachsthumsprocesse, die in einer uns noch unverständlichen Weise vom ganzen Organismus aus beeinflusst werden. Hierher gehören vor allen Dingen die Erscheinungen der Regeneration und der Heteromorphose.

### 1. Chemische Correlationen.

#### a. Chemisch-physikalischer Process der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe.

Die Zellen des Körpers produciren bei ihrer Thätigkeit Kohlensäure und absorbiren Sauerstoff. Sie veranlassen dadurch Diffusionsströme, die an verschiedenen Orten stattfinden, einmal zwischen den Zellen und den sie umspülenden Gewebssäften (Lymphe und Blut) und zweitens zwischen dem Blut und dem Medium, in welchem der betreffende Organismus lebt. Durch die Diffusionsströme wird ein Ausgleich in der Gasspannung an den verschiedenen Orten, schliesslich zwischen dem Organismus und seiner Umgebung herbeigeführt. Bei niederen Thieren findet der Ausgleich an der ganzen Körperoberfläche statt, bei höheren Thieren dagegen, bei welchen ihre Oberhaut in Folge anderer Einwirkungen die hierfür geeignete Beschaffen-

heit verloren hat, wird er mehr und mehr auf bestimmte Stellen beschränkt, die je nach ihrem Bau als Kiemen, Lungen, Tracheen bezeichnet werden.

Nun muss, wie eine einfache Ueberlegung lehrt, ein jeder Organismus ein bestimmtes Athembedürfniss besitzen, dessen Grösse von der Zahl der Zellen und der Lebhaftigkeit ihres Lebensprocesses abhängt. Soll es nicht zu einer Kohlensäureaufspeicherung im Körper und zu einem Sauerstoffmangel kommen, so muss die Function der Respirationsorgane genau diesem Bedürfnisse angepasst sein. Für jeden Organismus muss daher die respirirende Oberfläche entweder der Kiemen, oder der Lungen, oder der Tracheen eine genau entsprechende Grösse besitzen, damit der Gasaustausch in entsprechender Weise stattfinden kann. Die Athmungsorgane müssen daher so lange wachsen und ihre Oberfläche vergrössern, sei es durch Zottenbildung, wie bei den Kiemen und der Placenta, oder durch Alveolenbildung, wie bei den Lungen, bis der nothwendige Ausgleich eingetreten ist.

Wodurch wird dieses Wachsthum des einzelnen Theiles in Correlation zum Bedürfniss des Ganzen regulirt? Der Gedanke von Herbert Spencer, dass es der Diffusionsstrom des Sauerstoffes und der Kohlensäure oder die Höhe der Gasspannung ist, welche auf die zur Athmung dienenden Körperstellen als Wachsthumsreiz wirkt, scheint mir den Weg zu einer naturgemässen Erklärung anzuzeigen. Die respirirende Oberfläche wächst so lange, bis die Gasspannung zwischen dem Körper und dem umgebenden Medium auf einen bestimmten Grenzwerth herabgesetzt ist.

In dieser Weise erklären sich wohl die Beobachtungen, die Schreibers an Proteus anguineus angestellt hat, einem Amphibium, welches sowohl durch Kiemen als durch Lungen athmet. Schreibers hat beim Proteus bald die Kiemen, bald die Lungen zu mächtiger Entwicklung als Hauptathmungsorgane gebracht, je nach den Bedingungen, unter denen er die Thiere züchtete. Wurden die Thiere gezwungen, in tieferem Wasser zu leben, so entwickelten sich die Kiemen bis zum Dreifachen ihrer gewöhnlichen Grösse, während die Lungen zum Theil atrophirten. Bei einem Aufenthalt in seichterem Wasser dagegen wurden die Lungen grösser und gefässreicher, weil jetzt die Thiere häufiger an die Oberfläche kamen und Luft einathmeten. Da durch die Lungen dem Athembedürfniss unter diesen Lebensverhältnissen besser genügt wurde, verschwanden die Kiemen mehr oder weniger vollständig.

Was für den chemisch-physikalischen Process der Athmung, das gilt in gleicher Weise für andere derartige Processe, die sich in unserem Körper abspielen. Ein werthvolles Beobachtungsmaterial hierüber haben uns die pathologischen Anatomen und Kliniker durch Exstirpationen von einer Niere, oder eines Theiles der Leber, oder der Schilddrüse, oder des Pankreas, oder durch starke Aderlässe geliefert.

### b. Harnbildung. Niere.

Entfernung einer Niere hat regelmässig eine Arbeitshypertrophie der anderen Niere zur Folge. Letztere hat zuweilen nach längerer Zeit so sehr an Grösse zugenommen, dass sie

das Gewicht von zwei Nieren besitzt. An der Vergrösserung ist weniger die Marksubstanz als hauptsächlich die Rinde betheiligt; „die gewundenen Kanälchen werden breiter, die Epithelien umfänglicher, auch die Gefässknäuel hypertrophiren." Man findet einige Zeit lang vom vierten Tage nach der Exstirpation bis in die vierte Woche zahlreichere Kerntheilungsfiguren in den Tubuli contorti.

Die das Wachsthum verursachenden Momente sind ähnlicher Art wie bei den Kiemen und den Lungen. Bald nach Entfernung der einen Niere tritt an die andere eine erheblich gesteigerte Aufgabe heran, die Entfernung der doppelten Menge der im Blut sich ansammelnden „harnfähigen Substanzen". Ihre Menge hat ja gegen früher keine Verringerung erfahren, da sie von den Lebensprocessen in allen Organen und Geweben des Körpers abhängt. Die eine Niere wird daher jetzt viel stärker in Anspruch genommen.

Unter aussergewöhnlichen Umständen kann fast jedes Organ des Körpers mehr leisten, als seine normale Leistung beträgt; es besitzt, wie man sich ausdrückt, noch eine über seine gewöhnliche Arbeit hinausgehende Reservekraft, die nun noch ausgenutzt wird. So kommt es, dass schon 24 Stunden nach einer Nierenexstirpation täglich die gleiche Harnmenge mit demselben Gehalt an festen Substanzen ausgeschieden wird wie vorher. Durch die Glomeruli muss daher eine grössere Menge Harnwasser und durch die Epithelien der Tubuli contorti die doppelte Quantität von Harnstoff etc. hindurchgehen.

In den so veränderten chemisch-physikalischen Verhältnissen haben wir auch hier wieder die Reize zu suchen, welche die Nierenhypertrophie veranlassen. „Es liegt hier," wie schon Ziegler hervorgehoben hat, „ein Fall vor, in welchem eine Cellulation direct durch die Anwesenheit chemischer Substanzen, welche die Zellen zu erhöhter Thätigkeit anregen, bewirkt wird." Das correlative Nierenwachsthum wird so lange andauern, bis wieder ein Ausgleich eingetreten ist, d. h. bis die Harn secernirende Oberfläche wieder der vom Gesammtkörper gebildeten Menge harnfähiger Substanz ohne erhebliche Beanspruchung der Reservekraft angepasst ist.

### c. Die Leber.

Nicht minder instructiv sind die von Ponfick und von Podwyssozki ausgeführten Leberexstirpationen. Ponfick hat unter Einhaltung einer zweckentsprechenden Operationsmethode ein Viertel, die Hälfte, ja sogar drei Viertel von der Leber zahlreicher Kaninchen weggenommen, ohne schwere, das Leben bedrohende Störungen hervorzurufen. Der Leberrest scheidet nach der Operation Galle weiter ab, was sich an der Färbung der Faeces zu erkennen gibt, und beginnt bald in ein ausserordentlich lebhaftes Wachsthum einzutreten. Schon nach wenigen Tagen sind die zurückgebliebenen Lappen unverkennbar vergrössert, wobei ihr Parenchym sehr weich wird; nach 11 Wochen war in einem Fall ein voller Wiederersatz des entfernten Lebertheiles eingetreten. Man kann sogar die Wucherungsprocesse in der Leber über einen grösseren Zeitraum unterhalten, wenn man einige Zeit nach der ersten noch eine zweite und nach dieser noch eine dritte Exstirpation vornimmt. Daher bemerkt Ponfick:

„Bei einer Versuchsanordnung, welche das kaum Neugebildete immer wieder auszurotten trachtet, bethätigt sich der Wachsthums-

trieb mit solcher Sicherheit und Raschheit, dass das Streben, den Ausfall zu einem dauernden zu gestalten, fort und fort wieder vereitelt wird. Immer von Neuem ist er fähig, den zugefügten Verlust wett zu machen."

In einzelnen Experimenten hat sich der Torso auf mehr als das Dreifache des ursprünglichen Umfanges vergrössert. Das Wachsthum geht theils von den Leberzellen, theils von den Epithelzellen der Gallencapillaren aus, welche Stränge bilden und sich weiterhin in Balken von Leberzellen umwandeln. Während man in dem normalen Zustande niemals Kerntheilungsfiguren in den Leberzellen findet, treten solche besonders am zweiten und dritten Tage nach der Exstirpation sehr zahlreich auf. In Folge dessen vergrössern sich auch die Leberacini über ihr normales Maass hinaus.

Die Erklärung auch für diese ausserordentlichen Wachsthumsvorgänge wird in derselben Richtung wie für die Lunge und die Niere zu suchen sein. Auch der Leber werden durch das von Darm und Milz kommende Pfortaderblut bestimmte chemische Stoffe zugeführt, welche in ihr zu Glykogen und Gallenbestandtheilen in specifischer Weise verarbeitet werden. Daher wird nach der Exstirpation eines Theiles der Leber der Rest eine grössere Menge specifischen, zur Verarbeitung bestimmten Materials zu bewältigen haben, die Leberzellen werden hierdurch zu gesteigerter Thätigkeit und zur Vermehrung so lange gereizt werden, bis wieder ein Ausgleich herbeigeführt ist.

### d. Die Schilddrüse.

Die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts haben uns als ein wichtiges Stoffwechselorgan die Schilddrüse kennen gelehrt. Das aus Follikeln ohne Ausführungsgang zusammengesetzte Drüsengewebe nimmt aus dem es so reichlich durchströmenden Blut einzelne Bestandtheile auf, die es verändert und im Innern der Drüsenbläschen abscheidet. Durch die wichtige Entdeckung Baumann's wissen wir jetzt, dass in den Follikelzellen der Schilddrüse ein eigenthümlicher Eiweisskörper gebildet wird, welcher sich durch einen sehr hohen Gehalt an Jod auszeichnet und daher auch von ihm den Namen Thyrojodin erhalten hat. Durch Fütterungsversuche ist ferner von ihm nachgewiesen worden, dass der Jodgehalt der Schilddrüse je nach der Ernährungsweise des Thieres steigen und abnehmen kann; so wächst er zum Beispiel bei Fütterung der Hunde mit Seefischen, bei Genuss von Jodkalium, besonders aber bei Gaben von Schilddrüsenextract oder Thyrojodin. Die Schilddrüse ist also ein Organ, welches die Eigenschaft hat, kleinste im Blut circulirende Mengen von Jod an sich zu ziehen, an einen Eiweisskörper zu binden und in dieser Form in sich aufzuspeichern.

Indessen ist mit der Absonderung eines Stoffes aus dem Blut und seiner Aufspeicherung in den Follikeln die Wirksamkeit der Schilddrüse noch nicht erschöpft. Die in der Schilddrüse neugebildeten und aufgespeicherten Stoffe, wie unter Anderem das Thyrojodin, gerathen selbst wieder in den Stoffwechsel hinein, wahrscheinlich durch Vermittelung des Lymphstromes. Denn wie King nachwies und Horsley (S. 379) und Andere bestätigten, genügt schon ein leichter Druck auf die Drüsenlappen, den Inhalt der Drüsenfollikel in die peripheren Lymphbahnen zu treiben. Demnach bildet die Schilddrüse ein Bei-

spiel für ein Organ mit innerer Secretion im Sinne von Brown-Sequard.

Durch die Veränderung der chemischen Beschaffenheit des Blutes kann nun aber die Schilddrüse, wie jedes Stoffwechselorgan, correlative Processe im ganzen Körper hervorrufen, was auf Grund von zahlreichen Experimenten und von Krankengeschichten wahrscheinlich ist. Ein bestimmteres Urtheil kann zur Zeit noch nicht abgegeben werden, da gegen die Deutung und Tragweite vieler Experimente, am entschiedensten von H. Munk, Einwände erhoben werden, welche alle Berücksichtigung verdienen.

Das fast ausschliesslich angewandte Verfahren, um in die Function der Schilddrüse einen Einblick zu gewinnen, ist die operative Entfernung der Schilddrüse oder die Thyreoidectomie. In sinnreicher Weise ist dieselbe von Eiselsberg noch mit einer Transplantation der Schilddrüse in die Bauchwand combinirt worden. Ihr Erfolg fällt, wie es von den meisten Experimentatoren dargestellt wird, verschieden aus, je nachdem es sich um eine totale oder eine partielle Entfernung des Organs handelt, und je nachdem man die Operation im jugendlichen oder vorgerückteren Alter ausgeführt hat.

Unter totaler Exstirpation versteht man jetzt die Entfernung der gesammten Hauptschilddrüse und aller sogenannten Nebenschilddrüsen (Glandulae parathyreoideae, Sandström'sche, Gley'sche Drüsen). Letztere liegen bei manchen Säugethieren (Hunden) der Hauptdrüse unmittelbar dicht an, so dass sie für gewöhnlich absichtlich oder unabsichtlich mit ihr zugleich entfernt werden; bei anderen dagegen liegen sie am Hals von ihr getrennt und mehr oder minder weit entfernt (Kaninchen), so dass der Operateur auf ihre Entfernung besonders achten muss. Die totale Exstirpation in diesem Sinne ist, wenn sie bei jungen Thieren ausgeführt wird, stets eine absolut tödtliche Operation, welche in wenigen Tagen das Ende herbeiführt. Es erfolgt unter schweren Störungen im Bereich des Nervensystems, unter allgemeinen Krämpfen und Convulsionen (Tetanus).

Die unvollständige Entfernung der Schilddrüse dagegen führt, wenn sie im jugendlichen Alter vorgenommen wird, zu einer eigenthümlichen und schweren chronischen Erkrankung, der Cachexia thyreopriva. Unvollständig nennen wir die Operation, wenn irgend ein Rest von Schilddrüsensubstanz, entweder ein Stückchen von der Hauptdrüse oder alle oder ein Theil der Nebenschilddrüsen, zurückgelassen werden. In den ersten Wochen nach dem Eingriff scheinen die Thiere sich vollständig normal zu verhalten und ganz gesund zu sein; allmählich aber beginnen sie matt und schläferig zu werden, sie magern ab, wobei ihr Leib aufgetrieben wird, sie bleiben im Wachsthum gegen andere gleichalterige Thiere erheblich zurück, die Haut wird trocken und mit Schuppen und Borken bedeckt, die Haare beginnen theilweise auszufallen.

Den Zustand der Cachexia thyreopriva hat man auch beim Menschen eintreten sehen in Folge von Kropfexstirpationen, zumal wenn sie vor der Pubertät ausgeführt wurden. Vorher intelligente Kranke verloren ihre geistige Regsamkeit in hohem Grade, blieben im Wachsthum zurück, ihre Wärmeregulation war gestört (Kältegefühl), die Haut wurde hart, rauh und trocken in Folge des Verschwindens der Secretion, das Unterhautbindegewebe wurde dicker und elastisch, was mit eigen-

artigen Veränderungen im Bindegewebe zusammenhängt, die man unter dem Namen des Myxoedems zusammengefasst hat.

Der bei Thieren und Menschen beobachtete Stillstand im Wachsthum des Körpers beruht hauptsächlich auf Störungen in der Knochenentwicklung. Wie die mikroskopischen Untersuchungen bei jungen Kaninchen gelehrt haben, tritt eine specifische Degeneration der das Wachsthum vermittelnden Epiphysenknorpel ein, bestehend in Herabsetzung der normalen Zellwucherung, in Quellung und Zerklüftung der Grundsubstanz, verbunden mit blasiger Auftreibung der Knorpelhöhlen und Schrumpfung, ja sogar theilweisem Untergang der Zellen (Chondrodystrophia thyreopriva. Hofmeister).

Der bei der Cachexia thyreopriva beobachtete Symptomencomplex zeigt vielfache Beziehungen zu dem Cretinismus und zur „foetalen Rhachitis“ und bietet hierdurch eine Stütze für die Theorie, welche auch jene beiden Erkrankungen von Störungen oder Vernichtung der Function der Schilddrüse schon während des intrauterinen Lebens herleitet.

Auf die durch Exstirpation der Schilddrüse hervorgerufenen Zustände wurde an dieser Stelle näher eingegangen, weil nach dem Urtheil vieler Forscher sowohl in der zum Tode führenden Tetanie, als auch in der Cachexia thyreopriva, in der Beeinträchtigung der Hirnfunctionen, in dem Myxoedem, in den gestörten Verknöcherungsprocessen etc. wahrscheinlich die Folgen eines gestörten Chemismus oder Stoffwechsels zu erblicken sind. Viele Forscher sind der Ansicht, dass durch Ausschaltung der Schilddrüse das Blut eine veränderte chemische Zusammensetzung erhält, entweder weil wichtige chemische Körper nicht gebildet oder weil schädliche, im Blut circulirende Stoffe nicht ausgeschieden und umgewandelt werden, oder weil Beides zugleich stattfindet.

Wie Spuren abnormer Substanzen in dem die Zellen umspülenden Medium die Functionen derselben beeinflussen, morphologische Processe stören, hemmen und andere an ihrer Stelle hervorrufen, haben uns schon die im Kapitel IX angeführten Beispiele gelehrt.

Dass es sich um chemische Reize handelt, lässt sich in dem Fall der Schilddrüse indessen nicht nur auf Grund von Analogieen, sondern auch einigermaassen durch Experimente wahrscheinlich machen. Denn die durch totale oder partielle Entfernung der Schilddrüse bewirkten Störungen lassen sich ausgleichen oder wenigstens mildern durch die sogenannte Schilddrüsentherapie. Der Verlust der Schilddrüse lässt sich theilweise dadurch ersetzen, dass man das operirte Thier mit dem Extract von Schilddrüsen füttert, oder ihm ein geeignetes Präparat subcutan zeitweise einverleibt und so dem Stoffwechsel die bei der Schilddrüsenfunction entstehenden, dem Körper unentbehrlichen Substanzen künstlich zuführt.

Noch wirksamer aber als der Schilddrüsenextract hat sich die medicamentöse Verwendung der durch Baumann in der Schilddrüse entdeckten specifischen Substanz, des Thyrojodins, erwiesen. Nach den übereinstimmenden Versuchen von Baumann und Goldmann, von Hofmeister und Hildebrandt treten nach totaler Thyreoidectomie tetanische Erscheinungen so lange nicht ein, als den schilddrüsenlosen Hunden oder Kaninchen regelmässig 2—6 Gramm Thyrojodin täglich zugeführt werden. Thiere, die sonst einige Tage nach der Operation unfehlbar an Tetanus gestorben sein würden, haben sich auf diese Weise Wochen

und Monate lang am Leben erhalten lassen. Dagegen traten bei den Versuchsthieren Krampfanfälle bald ein, nachdem entweder mit der Verabreichung des Thyrojodins ausgesetzt oder die Dosirung in erheblicher Weise verringert worden war. Wenn bei schilddrüsenlosen Thieren die tetanischen Krämpfe auftreten, so lassen sie sich mildern und auch ganz unterdrücken durch sofortige Verabreichung grösserer Mengen von Thyrojodin, welche am besten subcutan erfolgt.

Durch Gaben von Schilddrüsensubstanz oder Thyrojodin (Substitutionstherapie) kann man auch in günstiger Weise den Kropf, das Myxoedem und die Cachexia thyreopriva beeinflussen.

Bei der Substitutionstherapie wird, um eine dauernde Wirkung zu erzielen, unverhältnissmässig viel Schilddrüsensubstanz oder Thyrojodin verbraucht. Man erklärt dies in der Weise, dass unter normalen Verhältnissen das in der Schilddrüse gebildete Thyrojodin von ihr zurückgehalten und nur langsam im Stoffwechsel aufgebraucht wird, während bei schilddrüsenlosen Thieren das durch den Darm aufgenommene oder subcutan eingeführte Thyrojodin nicht lange im Organismus bleibt, sondern bald als solches oder in Form einer anderen organischen Verbindung im Harn ausgeschieden wird (Baumann).

Zu einigen Bemerkungen gibt noch die partielle Thyreoidectomie Veranlassung. Nicht nur erfahren wir aus den Versuchen, dass eine äusserst geringe Menge von Schilddrüsen- und Nebenschilddrüsengewebe genügt, um den tödtlichen Ausgang der Operation zu verhüten; noch mehr interessiren uns in diesem Kapitel einige correlative Wachsthumsprocesse, die auch hier in ähnlicher Weise wie bei einseitiger Entfernung der Niere oder theilweiser Entfernung der Leber beobachtet werden.

Nach Beresowsky tritt bei Hunden nach Abtragung des grösseren Theils der Schilddrüse eine compensatorische Hypertrophie des Reststückes ein. Man beobachtet einige Tage nach der Operation Kerntheilungsfiguren im Schilddrüsengewebe und Neubildung von Follikeln. Doch bleibt hier im Vergleich zu Niere und Leber die Hypertrophie eine sehr geringfügige.

Ausserdem findet eine compensatorische Hypertrophie noch an zwei anderen Stellen statt. Einmal vergrössern sich in geringem Maasse die Nebenschilddrüsen (Gley, Verstraeten und Vanderlinden). Zweitens beobachtet man nach Wegnahme der Hauptschilddrüse eine charakteristische Umwandlung des Hirnanhanges, der Hypophyse (Bogowitsch, Stieda, Hofmeister, Gley). Sein Volumen nimmt oft in beträchtlicher Weise zu, so dass die Sattelgrube durch Knochenschwund ausgeweitet wird. Es kann sogar bei besonders hohen Graden der Hypertrophie die Drüse über den Rand der Grube nach aussen hervortreten. Ihre Zellen zeigen sich vergrössert; in ihrem Protoplasma sind Vacuolen entstanden. Hofmeister zieht hieraus den Schluss, dass der Hirnanhang eine ähnliche Function wie die Schilddrüse ausübt, und dass sie daher den Wegfall der letzteren durch vicariirende Hypertrophie theilweise compensiren kann. Der Reiz zur Hypertrophie wird in der durch die Wegnahme der Schilddrüse veränderten chemischen Beschaffenheit des Blutes in ähnlicher Weise zu suchen sein, wie für die Nierenhypertrophie in der Vermehrung der harnfähigen Substanzen im Kreislauf.

Wie viel von den hier mitgetheilten Beobachtungen und Deutungen richtig ist oder modificirt werden muss, kann in Anbetracht der er-

hobenen Einwände von H. Munk nur durch weitere und umfassendere Untersuchungen entschieden werden.

### c. Blutbildung.

In das Capitel der chemischen Correlationen sind endlich auch die interessanten Veränderungen zu rechnen, mit welchen uns Neumann, Bizzozero und viele Andere bei ihren grundlegenden Untersuchungen über die Blutbildung bekannt gemacht haben.

Wer prüfen will, in welcher Weise und an welchen Stellen des Körpers ein Ersatz für die rothen Blutkörperchen stattfindet, welche im Kreislauf ihre Rolle ausgespielt haben und zerfallen, kommt am leichtesten zum Ziel, wenn er auf experimentellem Wege den Process der Bluterneuerung zu einem besonders lebhaften zu machen im Stande ist. Man kann dies durch zwei Methoden erreichen, durch welche die Beschaffenheit des Blutes verändert und namentlich das normale Mengenverhältniss der rothen Blutkörperchen stark verändert wird. Die eine Methode besteht in starken Aderlässen, welche man mehrmals in Pausen von 2—3 Tagen an den Versuchsthieren vornimmt. Bei der zweiten Methode injicirt man in die Gefässe chemische Stoffe, welche das Hämoglobin der Blutkügelchen auflösen (wie Toluydendiamin. Jodcyan, Acethylphenylhydracin).

In beiden Fällen wird die Qualität des Blutes in erheblicher Weise verändert; die geformten Bestandtheile werden stark vermindert, auch das Blutplasma erhält eine andere Zusammensetzung, indem nach Aderlässen zum Beispiel sein Quantum durch Aufsaugung von Gewebesäften bald wieder zunimmt. Die veränderte Blutqualität aber wirkt als Reiz für eine Reihe von formativen Processen, durch welche die normale Beschaffenheit des Blutes allmählich wieder hergestellt wird.

Für den Mikroskopiker am leichtesten nachweisbar sind die Vorgänge, welche zu einer raschen Vermehrung der rothen Blutkörperchen führen, und welche sich bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren besonders im Knochenmark nach der Entdeckung von Neumann und Bizzozero abspielen.

Nach wiederholten, ausgiebigen Aderlässen, desgleichen nach Anwendung der oben genannten chemischen Stoffe verändert das Knochenmark in typischer Weise seine makroskopischen Eigenthümlichkeiten und seinen histologischen Bau. Es gewinnt eine dunkelrothere Färbung in Folge eines grösseren Blutreichthums und sticht in Folge seiner Hyperämie gegenüber der hochgradigen Anämie aller übrigen Organe in auffälliger Weise ab. (Bei Vögeln nimmt es nach starken Aderlässen häufig eine graue Farbe an.) Es wird weicher und sulziger. Denn die Venencapillaren haben sich stark erweitert, während das Zwischengewebe reducirt wird. Die Fettzellen in letzterem werden kleiner und atrophiren. Besonders aber wandelt sich das Gefässnetz im Mark zu einem Bildungsherd für zahlreiche, neue, rothe Blutkörperchen um; daher es von Bizzozero als „ein wahres endovasculäres Organ der Blutregeneration“ bezeichnet wird.

Man findet nämlich in den erweiterten Venencapillaren auffallend viele Jugendzustände rother Blutkörperchen, die Erythroblasten (Bizzozero) oder Hämatoblasten. Es sind dies Blutkörperchen, die an Grösse hinter den normalen etwas zurückstehen und einen kugelrunden Kern besitzen, wodurch sie sich besonders bei Säuge-

thieren sofort unterscheiden lassen. In ihrem Stroma ist ferner nur sehr wenig Hämoglobin enthalten, so dass sie sich nur durch geringe Gelbfärbung von Leukocyten unterscheiden. Die Erythroblasten zeichnen sich wie die embryonalen Blutkörperchen durch die Fähigkeit aus, sich durch Theilung zu vermehren. Namentlich 10—15 Stunden nach dem letzten Aderlass findet man in sehr vielen von ihnen Kerntheilungsfiguren und Theilungsstadien.

Erythroblasten kommen zwar zu allen Zeiten im rothen Knochenmark vor; ihre Zahl ist aber eine viel geringere. Wie zahlreiche Forscher, Bizzozero, Neumann, Korn, Denys, Eliasberg, Freiberg, Foa etc., in übereinstimmender Weise angeben, wird durch Aderlässe und durch die anderen oben erwähnten Eingriffe ihre Zahl und ihre Vermehrung ungemein gesteigert. Im Gegensatz dazu tritt eine starke Abnahme bei hungernden oder sehr abgemagerten oder kranken Thieren ein, so dass Erythroblasten im Knochenmark kaum oder überhaupt gar nicht mehr nachzuweisen sind.

Abgesehen vom Knochenmark ist eine Neubildung rother Blutkörperchen in Folge der oben erwähnten Eingriffe auch noch in der Milz von einzelnen Forschern beobachtet worden. Bizzozero findet in ihr viele Theilungsfiguren von Erythroblasten bei den geschwänzten Amphibien, deren Knochenmark keine Bedeutung für die Blutregeneration im Gegensatz zum Frosch besitzen soll. Nach Eliasberg treten bei den Säugethieren (Hund) kernhaltige Blutkörperchen und Theilungsstadien von ihnen ausser im Knochenmark auch noch in der Milz auf, und zwar hauptsächlich in den intravasculären Pulpasträngen.

Das allgemeine Ergebniss der mitgetheilten Experimente können wir in den einen Satz zusammenfassen: Durch Correlationen unbekannter Art wirkt die veränderte Beschaffenheit des Blutes als Reiz auf die blutbildenden Organe ein und regt sie zu vermehrter Thätigkeit an, bis der normale Zustand und dadurch das gestörte Gleichgewicht im Körper wieder hergestellt ist.

### 2. Mechanische Correlationen (Mechanomorphosen).

Wie Zug und Druck, von aussen auf die Organismen einwirkend, in ihnen Reactionen hervorrufen, welche zur Entstehung der im VIII. Capitel besprochenen mechanischen Gewebe und Organe führen, so kommt es auch im Innern des Körpers selbst zwischen den einzelnen Organen zu mechanischen Wechselwirkungen, als deren Folge bestimmte Einrichtungen sich ausbilden.

Wohl alle Organe des Körpers erleiden während des Lebens bald sehr ausgesprochene, bald kaum wahrnehmbare Bewegungen und können hierbei ihre Form in mehr oder minder hohem Grade verändern. Entweder geschieht dies in einer activen oder in einer mehr passiven Weise. Danach lassen sich auch die Erscheinungen, die auf mechanischen Correlationen beruhen, in zwei Gruppen theilen, in die Mechanomorphosen activ beweglicher und in die Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe.

### a. Mechanomorphosen activ beweglicher Organe und Gewebe.

Activ ist die Formveränderung der Organe, wenn sie contractile Elemente, die Muskelfasern, enthalten, welche sich auf irgend einen Reiz in einer Richtung stark verkürzen und in der anderen Richtung an Dicke entsprechend gewinnen. Durch ihre Anordnung rufen die contractilen Elemente auch wieder zwei Einrichtungen hervor. Entweder liegen sie haufenweise zu Bündeln angeordnet beisammen und bilden so besondere motorische Arbeitsorgane des Körpers, die quergestreiften, willkürlich beweglichen Muskeln, oder sie sind in die Wand von Hohlorganen, von Schläuchen und Blasen, eingebettet und bedingen durch ihre Contraction oder Erschlaffung eine Volumenveränderung, eine Verengerung oder Erweiterung der betreffenden Hohlräume.

Es ist nun eine den Naturforschern und Aerzten allbekannte Thatsache, dass alle muskulösen Organe der mechanischen Arbeit, welche sie im Körper zu verrichten haben, auf das Genaueste angepasst sind. Die Nackenmuskeln eines Säugethieres, dessen Kopf durch mächtige Geweih- und Hörnerbildungen stark belastet ist, sind dementsprechend viel kräftiger ausgebildet als beim Menschen, bei welchem sich die Nackenmuskeln unter ganz anderen Bedingungen befinden. Auf die Correlation, die bei den Flugvögeln zwischen der enormen Entwicklung der Brustmuskulatur und dem Gebrauch der vorderen Extremität als Flugwerkzeuge besteht, wurde schon an anderer Stelle die Aufmerksamkeit gelenkt. Ueberall bei den Thieren sehen wir, dass nach den zu bewegenden Theilen des Körpers sich die Grösse und die Form der zu ihnen gehörenden Muskeln von selbst reguliren dadurch, dass die Zahl und Stärke der contractilen Elemente, entsprechend der Grösse der zu bewältigenden Widerstände, zu- oder abnimmt.

Genau wie Muskeln des Skeletts verhalten sich auch die muskulösen Hohlorgane. Die Ausbildung des Muskelgewebes in den einzelnen Abschnitten des Gefässsystems, des Darmkanales etc. erfolgt ebenfalls in harmonischer Beziehung zu der mechanischen Arbeit, welche in den einzelnen Abschnitten zu leisten ist. Das Muskelgewebe ist daher auch in ausgedehntem Maasse Veränderungen fähig, wenn sich die mechanischen Bedingungen ändern, unter denen seine Arbeit vor sich geht; es wird kräftiger entwickelt, wie durch zahlreiche Experimente und Krankengeschichten in eclatanter Weise über allen Zweifel sicher gestellt ist, an allen Stellen, wo Hohlorgane ihren Inhalt nur unter Hindernissen entleeren können: so beim Magen, wenn der Pylorus verengt ist; am Darm oberhalb pathologischer Strictureu; bei der Blase in Folge von Prostatahypertrophie und anderen die Harnentleerung erschwerenden Zuständen; beim Herzen, wenn es besondere Stromhindernisse zu bewältigen hat, welche entweder durch Klappenfehler oder durch Erkrankungen der Arterienwandungen hervorgerufen sind.

Ueberall spielt sich die durch mechanische Ursachen hervorgerufene Correlation etwa in folgender Weise ab. In allen muskulösen Hohlorganen ziehen sich ihre Muskelelemente zusammen, wenn sich in ihren Hohlräumen Inhalt ansammelt und dadurch die Wandung über das gewöhnliche Maass hinaus gespannt und gereizt wird. Bei

Vorhandensein von Hindernissen reicht der gewöhnliche Reiz und die durch ihn hervorgerufene Muskelaction zur Entleerung nicht aus. Es kommt daher zu stärkerer Anhäufung des Inhaltes, zu erhöhter Anspannung der Magen-, Darm-, der Blasen- und Herzwand; die Muskelelemente werden in Folge dessen stärker und häufiger gereizt, bis sie durch erhöhte Arbeitsleistung unter Benutzung ihrer Reservekraft das Hinderniss überwinden und den vermehrten Inhalt entleeren. Die weitere Folge der stärkeren Inanspruchnahme ist dann die eintretende Hypertrophie der Muscularis.

Nach diesem Princip kann sich die Wandung des Gefässsystems den verschiedenen Aufgaben, welche es in seinen einzelnen Abschnitten und bei gelegentlich auftretenden Störungen zur Beseitigung derselben zu erfüllen hat, in besonders feiner Weise anpassen. Es modellirt sich gewissermaassen der Blutstrom die Weite seiner Kanäle und die wechselnde Dicke ihrer Wandungen in den verschiedenen Abschnitten seines Laufes selbst. Hierbei kommen einige histomechanische Principien zur Geltung, welche Thoma in seiner Histomechanik des Gefässsystems in die Sätze zusammengefasst hat: „Strombeschleunigung führt zu einer Erweiterung, dagegen Stromverlangsamung zu einer Verengerung der Gefässlichtung.“ „Das Dickenwachsthum der Gefässwand ist abhängig von der Wandspannung, diese von dem Blutdruck und dem Gefässdurchmesser.“

Das Anpassungsvermögen der Gefässwand an die ihr gestellten Aufgaben offenbart sich am lehrreichsten unter pathologischen Verhältnissen. Wenn in Folge irgend eines Klappenfehlers oder eines an anderer Stelle gelegenen Hindernisses die linke oder die rechte Herzkammer stärker mit Blut gefüllt und dadurch über die Norm ausgeweitet (dilatirt) wird, so wächst der endocardiale Blutdruck. Dieser ruft wieder eine Vermehrung der systolischen Energie des Herzmuskels hervor und als weitere Folge eine Arbeitshypertrophie, durch welche unter Umständen die im Gefässsystem vorhanden gewesene Störung vollständig compensirt werden kann.

Erhebliche Veränderungen in der Gefässbahn, die sich in verhältnissmässig kurzer Zeit abspielen, werden durch Unterbindung eines grösseren Gefässes hervorgerufen. Aus unscheinbaren Collateralästchen, die, oberhalb der Ligatur gelegen, in das anämisch gewordene Gebiet führen, entwickeln sich ziemlich rasch Gefässe von stärkerem Kaliber, mit dickeren Wandungen und mit einem ihrer Dicke entsprechenden histologischen Bau. Auch hier ist wieder für alle diese verwickelten Processe die Ursache in den veränderten mechanischen Verhältnissen der Blutcirculation gemäss den oben aufgestellten Gesetzen zu suchen, vor allen Dingen in der erheblich vermehrten Geschwindigkeit, mit welcher der Blutstrom oberhalb der Unterbindungsstelle das Collateralgefäss nach dem anämischen Gebiete durchströmt.

### b. Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe.

Von den activen sind die passiven Formveränderungen zu trennen, welche an den nicht contractilen Organen und Geweben durch Muskelthätigkeit etc. nothwendiger Weise hervorgerufen werden. Die Nachbartheile, welche sich an den beiden Enden von Muskelbündeln ansetzen, erfahren bei jeder Verkürzung derselben einen entsprechend starken

Zug. Desgleichen drängt der Muskel, indem er der Verkürzung entsprechend anschwillt, die ihn seitlich einhüllenden Theile zur Seite und übt so einen Druck auf sie aus und setzt sie in Spannung. Wenn Gliedmaassen oder ganze Körpertheile durch Muskelcontraction ihre Form verändern, wird die sie einhüllende Haut verschoben und bald in dieser, bald in jener Richtung in eine stärkere Spannung versetzt. Wenn Knochenstücke durch Muskelcontraction gegen einander verschoben werden, erleiden alle Gewebe, welche den Zusammenhalt zwischen den Knochen vermitteln, Dehnungen und Zugwirkungen. Die Wandungen der Schlagadern werden durch die rhythmisch erfolgende Zusammenziehung und Erschlaffung des Herzmuskels bald mehr, bald weniger stark mit Blut angefüllt, so dass ihre Wandungen sich in wechselnden Spannungszuständen befinden. Die in der Bauchhöhle eingebetteten Organe, welche mit den Wandungen durch Bauchfellduplicaturen, Mesenterien und Bänder, verknüpft sind, üben auf diese bei jeder Lageveränderung einen wechselnden Zug aus. In dieser Weise wirken bei allen höheren Organismen zahlreiche Organe bei ihrer Thätigkeit in mechanischer Weise auf einander ein und sind die Ursachen von mechanischen Structuren, die an Mannigfaltigkeit die durch mechanische Einwirkungen der Aussenwelt bedingten weit übertreffen.

Das Gewebe, welches am meisten der Einwirkung der Muskelaction unterliegt, ist das faserige Bindegewebe, weil es zunächst die bewegenden und die bewegt werdenden Organe einschliesst und die Verbindungen zwischen ihnen durch Ausfüllung der Zwischenräume herstellt. Es ist unter allen mechanischen Geweben für die mannigfaltigste Verwendung und Anpassung an verschiedene Aufgaben geeignet. Wo das Bindegewebe in derselben Richtung einem stetigen Zug ausgesetzt ist, sehen wir seine Fasern sich in der Zugrichtung parallel und dicht neben einander zu Bündeln anordnen, gleichwie die Knochenbälkchen der Spongiosa sich in der Richtung der Zug- und Druckcurven bilden. So entstehen in der Verlängerung der Muskelenden die Sehnen und Aponeurosen, um die motorische Kraft der Muskelelemente, wie Zugriemen einer Arbeitsmaschine, auf die zu bewegenden Knochen zu übertragen. Straffe Stränge parallel geordneter Bindegewebsfasern spannen sich nach denselben Principien als Bänder zwischen Reihen hinter einander gelagerter Skeletttheile aus und vereinigen sie so fest unter einander, dass selbst gewaltige Zugkräfte ein Auseinanderreissen der zusammengehörigen Organe nicht zu Wege bringen.

Wo das Bindegewebe zur Umhüllung von Muskelmassen dient und bei der Anschwellung und Erschlaffung derselben bald mehr, bald weniger angespannt wird, ordnen sich seine Fasern quer zur Verlaufsrichtung der Muskelfasern an und bilden straffe Häute, die Fascien. Wo es in verschiedenen Richtungen, wie in der Haut, einem wechselnden Zug unterworfen ist, durchkreuzen sich seine Fasern in verschiedenen Richtungen und verlaufen theils in der Längsrichtung des Körpers, theils quer zu ihr, theils senkrecht zur Körperoberfläche.

In wie wunderbarer Weise das faserige Bindegewebe in der Schwanzflosse des Delphins zu einer Ruderplatte angeordnet ist, welche durch Muskelaction vielseitig bewegt und dabei in einzelnen

Theilen bald prall, bald wieder geschmeidig gemacht werden kann, hat Roux in eingehender Weise auseinander gesetzt.

Ausserdem dient aber an manchen Orten das faserige Bindegewebe noch einem ganz entgegengesetzten mechanischen Zweck, nämlich um die Abscheerung sich verkürzender Organe gegen ihre Umgebung zu erleichtern (siehe Seite 102). Die starken Formveränderungen contractiler Organe müssten die einhüllenden Theile mitmachen, wenn sie fest unter einander verbunden wären. Durch Einschaltung einer Schicht von „lockerem Bindegewebe" wird auch dieser offenbare Uebelstand vermieden. Indem spärliche Bindegewebsfasern sich locker und schlaff in verschiedenen Richtungen kreuzen und durch zahlreiche, weite Lymphspalten von einander getrennt sind, entsteht ein Gewebe, welches zwischen den an einander grenzenden contractilen und den weniger formveränderlichen Organen eine ausgedehnte Verschiebung oder Abscheerung gestattet und daneben auch noch gleichzeitig der Ansammlung und Fortbewegung der Lymphe dient. So ist die Muskelhaut des Darms einerseits gegen die Tunica mucosa, andererseits gegen die Tunica serosa durch die lockeren Bindegewebsschichten der Submucosa und der Subserosa abgegrenzt; ebenso die Haut gegen die von ihr bedeckten Muskelmassen durch das Unterhautbindegewebe; die verschiedenen Muskelindividuen gegen einander durch lockeres interstitielles Bindegewebe; die Oberfläche der contractilen Blutgefässe gegen ihre Umgebung durch die lockere Tunica adventitia.

Mechanische Anpassungen finden ferner auch noch statt zwischen dem Skelett und den es begrenzenden und mit ihm in Beziehung stehenden Organen. Wo Sehnen und Aponeurosen sich an die Knochen ansetzen und die Zugkraft des Muskels auf sie übertragen, entstehen Tubercula, Spinae, Cristae etc. Unter dem Druck der wachsenden Hirntheile bilden sich die Impressiones digitatae an der Innenfläche der Schädelkapsel.

Wie sehr die Configuration des Skelettes von der Muskelaction beeinflusst wird, lässt sich auf experimentellem Wege überzeugend nachweisen, am schönsten, wenn man bei jungen, noch sehr unentwickelten Thieren durch Nervendurchschneidung eine Lähmung und dadurch bedingte Atrophie von einzelnen Muskelgruppen künstlich hervorruft. Nach einiger Zeit zeigt sich auch der Knochenapparat, welcher zu den gelähmten Muskeln in Beziehung steht, theilweise mangelhaft entwickelt.

Als Hyrtle einem jungen Kaninchen bald nach der Geburt den Bewegungsnerv der Gesichtsmuskeln auf der einen Seite durchschnitt, waren nach Jahresfrist, abgesehen von der Muskelatrophie, auch die Kopfknochen der einen Seite in auffallender Weise in ihrem Wachsthum zurückgeblieben. Es fehlte ihnen in Folge der Muskellähmung, wie Hyrtle erklärend bemerkt, „der Zug und Druck, welcher die lebenden Theile des Knochens zur Thätigkeit anregt und so das normale Wachsthum des Knochens veranlasst". —

## Literatur zu Capitel XI.

### 1. Correlationen von Drüsen. Chemomorphosen.


1) **Baumann.** *Ueber den Jodgehalt der Schilddrüsen von Menschen und Thieren. Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. XXII S. 1.*
2) *Derselbe. Ueber das Thyrojodin. Münch. med. Wochenschr. Nr. 14. 1896.*
3) **Baumann** *u.* **Goldmann.** *Ist das Jodothyrin der lebenswichtige Bestandtheil der Schilddrüse? Münch. med. Wochenschr. Nr. 47. 1896.*
4) **Beresowsky.** *Ueber die compensatorische Hypertrophie der Schilddrüse. Ziegler's Beiträge Bd. XII. 1893.*
5) **Breisacher.** *Untersuchungen über die Glandula thyreoidea. Archiv f. Anat. u. Physiol., physiol. Abth. 1890.*
6) **Brown-Séquard.** *Compt. rend. de la Société de biol. 1891.**
7) **Capobianco.** *La tiroidectomia nei mammiferi. La Riforma medica p. 254. 1895.*
8) **Eckardt.** *Ueber die compensatorische Hypertrophie und das physiologische Wachsthum der Niere. Virchow's Archiv Bd. CXIV. 1888.*
9) **v. Eiselsberg.** *Ueber Tetanie im Anschluss an Kropf-Operationen. Wiener klin. Wochenschr. Nr. 5. 1892.*
10) **Ewald.** *1) Versuche über die Function der Thyreoidea des Hundes. 2) Weitere Versuche über die Function der Thyreoidea. Berliner klin. Wochenschr. Nr. 11. 1887. Nr. 15. 1889.*
11) **Ewald** *u.* **Rokwell.** *Archiv f. d. gesammte Physiol. Bd. XLVII S. 160. 1890.*
12) **Gley.** *1) Contributions à l'étude des effets de la thyroïdectomie chez le chien. p. 81. 135. 664. 2) Recherches sur la fonction de la glande thyroïde. Archives de physiol. 5e série IV. 1892.*
13) *Derselbe. Recherches sur le rôle des glandules thyroïdes chez le chien. Arch. d. physiol. 5e série V. p. 766. 1893.*
14) *Derselbe. Bemerkungen über die Function der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen. Pflüger's Archiv Bd. LXVI.*
15) **Golgi.** *Sur l'hypertrophie compensante des reins. Arch. ital. d. biol. t. II. 1882.*
16) **Haasler.** *Ueber compensatorische Lungenhypertrophie. Ref. Centralbl. f. allgem. Path. u. pathol. Anat. S. 809. 1891.*
17) **H. Hildebrandt.** *Zur pharmakologischen Kenntniss des Thyrojodins. Berliner klin. Wochenschr. Nr. 37. 1896.*
18) **Hofmeister.** *Zur Frage nach den Folgezuständen der Schilddrüsenexstirpation. Deutsche medic. Wochenschr. Nr. 22. 1896.*
19) *Derselbe. Experimentelle Untersuchungen über die Folgen des Schilddrüsenverlustes. Beiträge zur klin. Chirurgie Bd. XI. 1894.*
20) **Victor Horsley.** *Die Function der Schilddrüse. Eine historisch-kritische Studie. Internat. Beiträge zur wissenschaftl. Medicin Bd. I S. 367. Berlin 1891.*
21) **Kocher.** *Archiv f. klin. Chirurgie S. 254. 1883.*
22) **Leichtenstern.** *Deutsche medic. Wochenschr. Nr. 49—51. 1893.*
23) **Martinotti.** *Ueber Hyperplasie und Regeneration der drüsigen Elemente in Beziehung auf ihre Functionsfähigkeit. Centralbl. f. allgemeine Pathol. u. pathol. Anat. Bd. I S. 633. 1890.*
24) **J. v. Mering** *u.* **Minkowski.** *Diabetes mellitus nach Pancreasexstirpation. Archiv f. experim. Pathol. Bd. XXVI. 1890.*
25) **Minkowski.** *Weitere Mittheilungen über den Diabetes mellitus nach Exstirpation des Pancreas. Berliner klin. Wochenschr. S. 90. 1892.*
26) **Hermann Munk.** *Zur Lehre von der Schilddrüse. Virchow's Archiv Bd. CL. 1897.*
27) **Nothnagel.** *Die Anpassung des Organismus bei pathologischen Veränderungen. Vortrag zum internat. med. Congress in Rom. Wiener med. Blätter 1894.*
28) **Petrone.** *Du processus régénérateur sur le poumon, sur la foie et sur le rein. Arch. ital. de biol. t. V. 1884.*
29) **Podwyssozki.** *Regeneration. Fortschritte der Medicin. 1887.*
30) *Derselbe. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Drüsengewebe. Ziegler's Beiträge Bd. I u. II.*
31) *Derselbe. Die compensatorische Hypertrophie der Speicheldrüsen. Dissert. Bonn 1888.*
32) **Ponfick.** *Experimentelle Beiträge zur Pathologie der Leber. Virchow's Archiv Bd. CXVIII u. CXIX. 1889—1890.*
33) **Fr. de Quervain.** *Ueber die Veränderungen des Centralnervensystems bei experimenteller Cachexia thyreopriva der Thiere. Inaug.-Diss. Berlin 1893. Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. CXXXIII. 1893.*
34) **Ribbert.** *Ueber compensatorische Hypertrophie der Nieren. Virchow's Archiv Bd. LXXXVIII.*

35) **Ribbert.** *Ueber die Regeneration des Schilddrüsengewebes. Virchow's Arch. Bd. CXVII.*
36) *Derselbe. Ueber die Regeneration der Schilddrüse. Virchow's Archiv S. 151. 1889.*
37) *Derselbe. Die compensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I S. 69.*
38) *Derselbe. Beiträge zur compensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Arch. f. Entwickl.-Mech. Bd. I S. 69.*
39) **Rogowitsch.** *1) Sur les effets de l'ablation du corps thyroïde chez les animaux. Archives de Physiol. p. 419. 1888. 2) Die Veränderungen der Hypophyse nach Entfernung der Schilddrüse. Beiträge zur pathol. Anat. u. allgem. Pathol. v. Ziegler Bd. IV S. 453.*
40) **Sticker.** *Die teleologische und morphologische Mechanik in den Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Zuständen.**
41) **Stieda.** *Beiträge zur pathol. Anat. u. allgem. Pathol. 1890.*
42) **Tizzoni.** *Ueber die Wirkungen der Exstirpation der Nebennieren auf Kaninchen. Ziegler's Beiträge Bd. VI. 1889.*
43) **Vassale** *et* **Generali.** *Sur les effets de l'exstirpation des glandes parathyréoïdes. Arch. ital. de Biologie T. XXV p. 459. 1896. Ebenda T. XXVI p. 61. 1896.*
44) **Vassale.** *Centralbl. f. medic. Wissensch. 1891 S. 14.*
45) **Verstraeten** *u.* **V. Vanderlinden.** *Etude sur les fonctions du corps thyroïde. Mémoires de l'Acad. roy. de méd. de Belgique XIII. 1894.*
46) **Weigert.** *Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren. Virchow's Archiv Bd. C.*
47) **E. Ziegler.** *Ueber die Ursachen der pathologischen Gewebsneubildungen. Festschrift f. Virchow Bd. II. 1891.*

## 2. Blutbildung.

1) **Bizzozero** *u.* **Salvioti.** *Beiträge zur Haematologie. Experim. Untersuchungen über die lineale Haematopoësis. Moleschot's Unters. Bd. XII S. 595. 1881 u. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Bd. XVII S. 273. 1879.*
2) **Bizzozero.** *Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarkes bei Vögeln. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXV. 1890.*
3) *Derselbe. Archives italiennes de Biologie T. I. 1882.*
4) *Derselbe et Dr.* **Torre.** *De l'origine des corpuscules sanguins rouges dans les différentes classes des vertebrés. Arch. italiennes de Biologie T. IV. 1883. In deutscher Uebersetzung:*
5) *Dieselben. Ueber die Entstehung der rothen Blutkörperchen bei den verschiedenen Wirbelthierklassen. Virchow's Archiv Bd. XCV. 1884.*
6) **Dénys.** *La structure de la moëlle des os et la genèse du sang chez les oiseaux. La cellule Tome IV. 1886.*
7) **Eliasberg.** *Experimentelle Untersuchungen über die Blutbildung in der Milz der Säugethiere. Dissert. Dorpat 1893.*
8) **Foà.** *Neue Untersuchungen über die Bildung der Elemente des Blutes. Festschrift f. Virchow Bd. I S. 481. 1891.*
9) **Freiberg.** *Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Blutkörperchen im Knochenmark. Dissert. Dorpat 1892.*
10) **H. Korn.** *Ueber die Betheiligung der Milz und des Knochenmarkes an der Bildung rother Blutkörperchen bei Vögeln. Virchow's Archiv Bd. LXXXVI. 1881.*
11) **Neumann.** *Archiv für Heilkunde Bd. X. 1869.*
12) *Derselbe. Ueber die Entwicklung rother Blutkörperchen im neugebildeten Knochenmark. Virchow's Archiv Bd. CXIX. 1890.*
13) *Derselbe. Haematologische Studien. Virchow's Archiv Bd. CXLIII. 1896.*
14) **Rindfleisch.** *Ueber Knochenmark und Blutbildung. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XVII.*

## 3. Mechanomorphosen.

1) **Bardeleben.** *Muskel und Faser. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XV.*
2) **Thomas Busachi.** *Ueber die Neubildung von glattem Muskelgewebe. (Hypertrophie und Hyperplasie, Regeneration, Neoplasie.) Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat. u. zur allgemeinen Pathologie Bd. IV. 1889.*
3) **Hermann.** *Handbuch der Physiologie Bd. II S. 202.*
4) **Hürthle.** *Ueber den Einfluss der Bewegungsnerven auf das Wachsthum der Muskeln und Knochen. Jahresber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur Bd. LXXI. 1893.*
5) **Nothnagel.** *Ueber Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Störungen. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. XV. 1888 u. Bd. X u. XI. 1886.*

6) **Roux.** *Gesammelte Abhandlungen. Bd. I. Functionelle Anpassung. 1895. Besonders Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung: 1) Structur eines hoch differenzirten, bindegewebigen Organs (Schwanzflosse des Delphins). 1883. 2) Ueber die Selbstregulation der morphologischen Länge der Skelettmuskeln des Menschen. 1883.*
7) *Derselbe. Ueber die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. 1879.*
8) *Derselbe. Ueber die Verzweigungen der Blutgefässe des Menschen. 1878.*
9) *Derselbe. Der züchtende Kampf der Theile oder die Theilauslese im Organismus. Zugleich eine Theorie der functionellen Anpassung. 1881.*
10) **Hans Stahel.** *Ueber Arterienspindeln und über die Beziehung der Wanddicke der Arterie zum Blutdruck. Archiv f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1886.*
11) **Strasser.** *Zur Kenntniss der functionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln. Stuttgart 1883.**
12) **Louis Thürler.** *Studien über die Function des fibrösen Gewebes. Inaugural-Diss. Zürich 1884.*
13) **R. Thoma.** *Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefässsystems. Stuttgart 1893.*

# ZWÖLFTES CAPITEL.

## Die inneren Factoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

### 3. Die Erscheinungen der Regeneration.

Mit dem Worte Regeneration wird das Vermögen bezeichnet, in Verlust gerathene, kleinere oder grössere Körpertheile wieder zu ersetzen. Wie bei den meisten Pflanzen ist es in hohem Grade bei den niederen Thieren, bei Coelenteraten, bei Würmern und Echinodermen, entwickelt.

Ein durch Trembley's Untersuchungen bekannt gewordenes, classisches Beispiel ist Hydra viridis. Je nachdem bei einem Individuum vom schlauchförmigen Körper das vordere oder das hintere Ende durch einen Schnitt abgetrennt ist, bildet sich in wenigen Tagen wieder ein vollständig normaler Kopf oder Fuss an der entsprechenden Schnittfläche aus. Hat der Experimentator beide Enden zugleich weggeschnitten, so erzeugt das ringförmige Mittelstück Kopf und Fuss wieder neu und zwar in derselben Weise wie früher zu einander orientirt. Bei einer Halbirung der Hydra ihrer Länge nach vervollständigt sich jede Hälfte wieder zum ganzen Thier.

Mit steigender Höhe der Organisation nimmt im Allgemeinen das Regenerationsvermögen ab; doch gibt es selbst unter den Wirbelthieren noch einzelne Abtheilungen, in welchen wir zu unserer Verwunderung sehen, dass junge Thiere, wie Triton- oder Salamanderlarven, in Verlust gerathene vordere oder hintere Extremitäten, den Schwanz, das Auge etc., nach einiger Zeit wieder ersetzen.

Wodurch wird das bei der Regeneration verwandte Zellenmaterial, so lautet die schwierige Frage, bestimmt, genau die dem Organismus gerade fehlenden Theile wieder zu ersetzen? Von welchen Ursachen hängt es ab, dass Fingerknochen mit ihren Muskeln oder eine Reihe von Schwanzwirbeln oder ein Auge wieder entstehen? Zum Leben können diese Theile zur Noth entbehrt werden, wie es ja die Thiere lehren, bei welchen das Vermögen der Regeneration sich nicht mehr in der Neuhervorbringung solcher Theile bethätigt.

In allen Fällen, mag es sich um die Regeneration eines einfachen oder eines sehr complicirt gebauten Organes handeln, ist der Beginn des Processes genau derselbe; es entsteht zuerst ein kleiner Höcker

indifferenter Zellen als Anlage des neu zu erzeugenden Theiles, eine Art Knospe, ein Keimgewebe. Ein solches entwickelt sich, wenn das Köpfchen eines Hydroidpolypen oder der Augenfühler einer Schnecke, wenn die vordere oder die hintere Extremität oder der Schwanz einer Tritonlarve, wenn die Scheere eines Krebses durch einen Messerschnitt entfernt worden ist.

In den angeführten Beispielen enthält das Keimgewebe von den abgetrennten Organtheilen selbst keinen Rest, aus welchem sie durch einfaches Wachsthum wieder hervorgehen könnten. Die Knospe für den Augenfühler der Schnecke enthält keine Spur von Retina- und Pigmentzellen, von anderen Sinneszellen u. s. w., ebenso die Knospen für die Extremität keine Spur vom Material der Handwurzel- und Fingerknochen mit den zu ihnen gehörigen Muskeln und Sehnen; sie ist also eine vollständige Neubildung; sie bringt, wenn wir den Process weiter verfolgen, die complicirten Structuren des zu regenerirenden Körpertheiles auf ähnlichem Wege hervor, auf welchem sie während der Ontogenese entstanden sind. Die Knospe besteht daher aus einer plastischen Substanz, welche in ihrem Vermögen am meisten der Substanz der Eizelle gleicht und wie diese mit den specifischen Eigenthümlichkeiten der Thierart, von welcher sie abstammt, ausgerüstet ist.

In einem Punkte aber unterscheiden sich Eizelle und Knospe von einander: die erstere bringt einen vollständigen, neuen Organismus aus sich hervor, die letztere nur einen bald grösseren, bald kleineren, bald diesen, bald jenen Theil des Ganzen. Wodurch wird dieser Unterschied im plastischen Vermögen zwischen beiden hervorgerufen? Nach meiner Meinung dadurch, dass die Eizelle sich vom mütterlichen Organismus ablöst oder, wo dies nicht gleich geschieht, sich ausser näherer Beziehung zu ihm entwickelt, die Knospe dagegen, in engster Beziehung zum Ganzen bleibend, nicht bloss durch die in ihr selbst gelegenen Kräfte, sondern auch ausserdem noch durch ihre Beziehungen zum Ganzen in ihrer Gestaltung bestimmt wird.

Wir nehmen hier zur Erklärung dieselben Vorgänge an, deren Wirksamkeit wir in früheren Capiteln in einfacheren Fällen schon nachgewiesen haben. Wie die Knospe einer Pflanze ein indifferentes Gebilde ist, das sich zu einer Wurzel oder einem Laubspross, zu einem Dorn oder einem Blüthenstand, zu einem orthotropen Endspross oder einem plagiotropen Seitenspross entwickeln kann, je nach den Ursachen, die während der Entwicklung auf sie einwirken, und je nach den Beziehungen, in denen die Knospe zu den Nachbarorganen und zum ganzen Pflanzenindividuum steht, in derselben Weise wird auch das Keimgewebe bei der Regeneration von Organen niederer und höherer Thiere in seinem plastischen Vermögen eingeschränkt und in bestimmte Bahnen gelenkt durch die Beziehungen, in welchen es sich zum Gesammtorganismus befindet. Es entwickelt sich verschieden, je nachdem es sich in der Mitte oder am Ende eines Ober- oder Unterschenkelstumpfes oder in der Mitte einer Zehe einer Tritonlarve befindet; durch die Oertlichkeit und durch die Beziehungen, die sich hieraus zum Ganzen ergeben, wird es bestimmt, bald einen grösseren, bald einen kleineren Abschnitt der Extremität zu regeneriren.

Was Nägeli von den Wachsthumsprocessen der Pflanzen sagt, das gilt auch für die thierischen Regenerationsprocesse. „Es ist, als ob das Idioplasma genau wüsste, was in den übrigen Theilen der Pflanze vorgeht, und was es thun muss, um die Integrität und die Lebensfähigkeit des Individuums wieder herzustellen."

Nach der hier entwickelten Auffassung fallen die mit dem Reiz des Geheimnissvollen besonders ausgestatteten Erscheinungen der Regeneration ebenfalls unter den Begriff der Correlation in seiner allgemeinsten Fassung und mussten daher an dieser Stelle mit besprochen werden.

Mit unserer Erklärung der Regeneration, so unbefriedigende Auskunft dieselbe auch für den einzelnen Fall gibt, weil der Einfluss des Ganzen auf die Theile sich einer genauen Analyse und Erkenntniss entzieht, sind wir auf denselben allgemeinen Standpunkt geführt worden, den andere Forscher und besonders H. Spencer einnehmen. In seinen Principien der Biologie bemerkt der Letztere:

„Die Fähigkeit eines Organismus, sich selbst wieder zu ergänzen, wenn einer seiner Theile abgeschnitten wurde, ist von derselben Art wie die Fähigkeit eines verletzten Krystalls, sich selbst zu ergänzen. In beiden Fällen wird die neu assimilirte Materie so abgesetzt, dass die ursprünglichen Umrisse wieder hergestellt werden. Und wenn wir hinsichtlich des Krystalls annehmen, dass das ganze Aggregat über seine Theile eine gewisse Kraft ausübe, welche die neu integrirten Molecüle zwinge, eine bestimmte Form anzunehmen, so müssen wir bei dem Organismus wohl eine analoge Kraft voraussetzen. Dies ist übrigens nicht eine blosse Hypothese, es ist vielmehr nichts Anderes, als ein verallgemeinerter Ausdruck der Thatsachen. Wenn an derselben Stelle, wo das Bein einer Eidechse soeben amputirt wurde, sogleich wieder die Anlage eines neuen hervorsprosst, die, indem sie gewisse Entwicklungsphasen durchläuft, welche denen des ursprünglichen Beines gleichen, endlich eine gleiche Structur und Gestalt annimmt, so ist es nicht mehr als der einfache Ausdruck dessen, was wir gesehen haben, wenn wir behaupten, dass der Organismus als Ganzes eine solche Kraft über das neu sich bildende Glied ausübt, dass es zur Wiederholung seines Vorgängers wird. Wenn ein Bein wieder hervorsprosst, wo vorher ein Bein war, und ein Schwanz, wo vorher ein Schwanz sich befand, so lässt sich das nur so auffassen, dass die Gesammtkräfte des Körpers die Bildungsprocesse controliren, welche in jedem einzelnen Theile stattfinden."

Ueber die Spencer'sche Ansicht urtheilt Weismann, dass „die von ihm angenommene Kraft der Spiritus rector oder Nisus formativus früherer Zeiten sei und keine Spur einer mechanischen Erklärung enthielte". Wir urtheilen anders und finden in den angeführten Sätzen von Spencer nur in etwas anderer Weise die Ansicht ausgedrückt, die wir auch hegen, dass die bei der Regeneration sich abspielenden Processe als Wachsthumscorrelationen zu erklären sind. Wenn diese im Einzelnen einer causalen Analyse auch sehr grosse Schwierigkeiten entgegensetzen, so verhalten sie sich principiell einer mechanischen Erklärung gegenüber nicht anders als überhaupt biologische Processe, wie wir an den verschiedensten Orten uns nachzuweisen bemüht haben. Die Erklärung der Lebens-

processe führt überall schliesslich auf dieselben Schwierigkeiten, und es ist im Grunde genommen nur aus Gewöhnung entsprungene Einbildung, wenn wir glauben, andere Lebensprocesse besser zu verstehen.

### 4. Die Erscheinungen der Heteromorphose.

Der Regeneration in mancher Hinsicht nahe verwandt, in anderer Beziehung aber von ihr wieder wesentlich verschieden ist die Heteromorphose. Nach der Definition von Loeb, welcher zuerst den Begriff für die Thiere aufgestellt hat, werden bei der Heteromorphose verloren gegangene Theile durch andere Theile, welche von den verlorenen nach Form und Function verschieden sind, ersetzt, oder es werden in Folge äusserer Eingriffe neue Organe an Körperstellen gebildet, wo sie unter normalen Bedingungen nicht hingehören und nicht gebildet werden können. Während also bei der Regeneration eine Erzeugung von Gleichartigem stattfindet, handelt es sich bei der Heteromorphose um die Erzeugung von Ungleichartigem.

Was die Zellen eines sich bildenden Keimgewebes plötzlich bestimmt, zu diesem oder jenem Organ, welches in der betreffenden Körpergegend vorher niemals vorhanden war, auszuwachsen, liegt ebensowenig wie der Vorgang bei der Regeneration deutlich zu Tage; wir können nur sagen, dass das Keimgewebe durch einen äusseren Eingriff in veränderte Beziehungen zu den Nachbartheilen und zum Gesammtorganismus gebracht und in Folge dessen zu verändertem Wachsthum gereizt wird. Aus diesem Grunde besprechen wir auch die Heteromorphose neben der Regeneration in dem die Correlationen behandelnden Capitel.

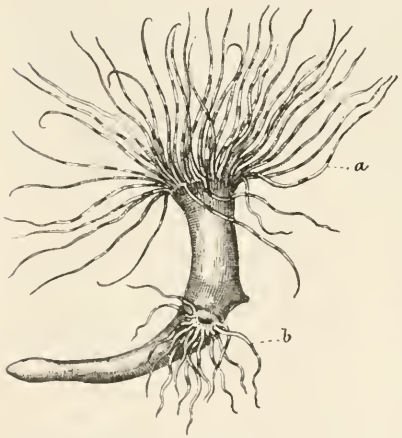



**Fig. 70. Cerianthus membranaceus**, bei welchem sich in Folge eines Einschnittes eine zweite Mundöffnung angelegt hat. Nach Loeb.

*a* Tentakeln in der Umgebung der natürlichen Mundscheibe, *b* solche an der künstlich gebildeten Oeffnung.

Um uns in die höchst eigenartigen, aus dem Bereich des Normalen heraustretenden und dadurch besonders auffällig werdenden Wachsthumscorrelationen einen Einblick zu verschaffen, diene eine Analyse von vier Beispielen.

Loeb hat bei einer Seerose, Cerianthus membranaceus, unterhalb des Mundes die Körperwand durch einen Schnitt geöffnet und das Zuwachsen der Oeffnung künstlich verhindert. In Folge des Eingriffes wuchsen an dem nach abwärts gekehrten Rand der Schnittöffnung äussere und innere Tentakeln in grösserer Zahl hervor (Fig. 70); auch eine Mundscheibe legte sich an. Loeb hatte demnach auf künstlichem Wege ein Thier mit zwei Mundenden oder zwei Köpfen erzeugt; auch konnte er in derselben Weise Thiere mit drei und mehr über einander gelegenen Köpfen herstellen.

Im Princip ähnlich ist das zweite Beispiel, welches eine solitäre Ascidie, Cione intestinalis, betrifft, also ein Thier, das sich schon durch einen höheren Grad von Organisation auszeichnet.

Bei der Cione (Fig. 71 *A* und *B*) ist sowohl der Rand ihrer Mundöffnung wie ihrer Cloake mit zahlreichen, einfach gebauten Augenflecken (Ocellen) versehen. Als nun Loeb in einiger Entfernung entweder von der Mundöffnung (Fig. 71 *A*) oder von der Auswurfsröhre neue Schnittöffnungen (*a*) anlegte, bildeten sich an den Schnitträndern nach einiger Zeit Ocellen aus; dann wuchs die künstlich erzeugte Mundöffnung (Fig. 71 *B*) nach aussen zu einer Röhre (*a*) hervor, die meist die normale Röhre noch an Länge übertraf. „Macht man gleichzeitig bei demselben Thiere an verschiedenen Stellen Einschnitte, so können gleichzeitig mehrere neue Röhren entstehen."

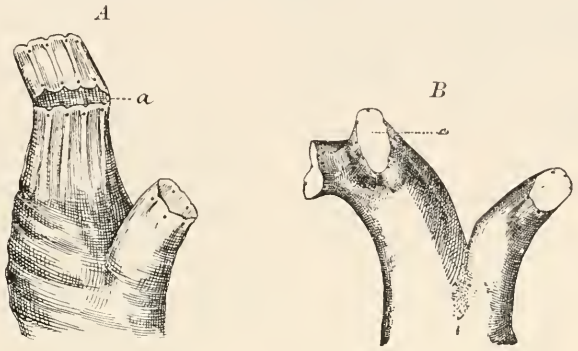



**Fig. 71** *A* u. *B*. **Cione intestinalis.** Nach Loeb.

*A* Die orale Röhre wurde nahe der Mundöffnung bei *a* eingeschnitten; an der künstlich erzeugten Oeffnung bildeten sich Ocellen.

*B* Das in *A* dargestellte Thier einige Wochen später; aus der Schnittstelle ist eine neue Röhre (*a*) hervorgewachsen. Natürliche Grösse.

Die beiden Experimente haben das Gemeinsame, dass durch den Einschnitt die Zellen in der Umgebung der Oeffnung, welche bis zur Verheilung der Schnitträuder am Zuwachsen verhindert wird, in eine Summe von Bedingungen versetzt sind, wie sie sich in ähnlicher Weise an den Mundrändern vorfinden. Ektoderm und Entoderm gehen hier wie dort unmittelbar in einander über. Flüssigkeit und feste Körper können ebenfalls durch die neugebildete Oeffnung in den Darmkanal ein- und austreten. Kurz und gut, unter ähnlichen Bedingungen wird die plastische Substanz an den Rändern der künstlich hergestellten Oeffnung zu gleichen Bildungen angeregt, wie sie an der normal entwickelten Mundöffnung für die betreffende Thierart charakteristisch sind. Bei Cerianthus entstehen Tentakelkränze und ein Nervenring, bei Cione zahlreiche Augenflecke.

Da die Schnittfläche, in welcher bei Cerianthus Tentakeln, bei Cione Ocellen ihren Ursprung nehmen, fast an jeder Stelle des Körpers und in den verschiedensten Richtungen angelegt werden kann, so muss man mit logischer Nothwendigkeit hieraus den Schluss ziehen, dass sich an allen diesen Stellen des Körpers plastisches Material findet, welches so complicirte Organe, wie Tentakeln, Nervenring, Ocellen, in der für die betreffende Thierart typischen Weise auch am

unrechten Ort hervorzubringen im Stande ist. Im Körper eines Cerianthus, einer Cione etc. verhält sich jeder kleinste Theil in seinem Bildungsvermögen, das unter normalen Verhältnissen nicht zur Aeusserung kommen kann, wie jeder kleinste Theil eines Weidenzweiges, an welchem an jeder künstlich erzeugten Querschnittsfläche Knospen entstehen und zu Wurzeln oder Laubsprossen auswachsen können. Was für Neubildungen im einzelnen Fall entstehen, hängt überall von der besonderen Art der plastischen Substanz (Idioplasma) und von der Art der allgemeinen äusseren und inneren Bedingungen ab, welche auf sie als Bildungsreize einwirken.

Das dritte Beispiel betrifft die Heteromorphose von Planarien, einem Object, welches schon älteren Forschern (Dugès etc.) durch sein hohes Regenerationsvermögen bekannt war und jetzt wieder dem amerikanischen Physiologen van Duyne zu einigen Experimenten gedient hat.

Van Duyne hat am lebenden Thiere bald in dieser, bald in jener Richtung tiefere Einschnitte in das Körperparenchym gemacht und die Wundränder, welche vom Schnittwinkel aus leicht und rasch wieder zusammenzuheilen streben, durch öfters wiederholtes Auseinanderziehen getrennt erhalten. Auf diese Weise lassen sich Neubildungen von Organen, Verdoppelungen von Kopf- und Schwanzenden erzeugen.

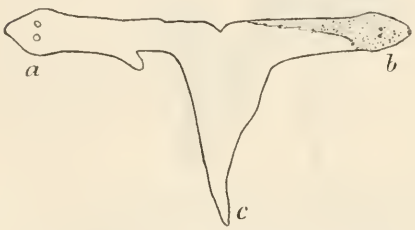



**Fig. 72. Eine künstlich erzeugte Planarie mit zwei Köpfen.** Nach J. van Duyne.

An dem in der Textfigur 72 dargestellten Thier ist in Folge eines tiefen Einschnittes, welcher hinter dem Kopf in schräger Richtung in den Rumpf vorgenommen wurde, eine regelrechte Duplicitas anterior entstanden. Es hat nämlich der eine Lappen des Schnittes einen vollständigen Kopf (*b*) neu erzeugt, eine eigene Mundöffnung, zwei neue Augenflecke etc. An allen operirten Thieren ist das neugebildete Gewebe durch seinen geringen Pigmentgehalt leicht kenntlich; es ist in der Textfigur 72 punktirt dargestellt, während das ursprüngliche Thier unpunktirt gelassen ist.

Wie man durch Einschnitte in der Nähe des Kopfendes zwei Köpfe, so kann man auch durch Spaltung des Schwanzendes zwei Schwänze hervorrufen.

Als viertes Beispiel wähle ich eine sehr interessante Heteromorphose, welche zugleich noch dadurch an Bedeutung gewinnt, dass sie sich auf ein Wirbelthier bezieht. Wie durch die verdienstvollen Experimente von dem Italiener Colucci, von Wolff und von Erik Müller festgestellt worden ist, regenerirt sich die Linse von jungen Tritonlarven wenige Wochen, nachdem sie durch eine Art Staaroperation vollständig, doch ohne weitere Beschädigung des Auges entfernt worden ist. Die neu sich bildende Linse stammt hierbei, was ich durch eigene Kenntnissnahme der Präparate als vollkommen sicher bestätigen kann, weder von einem etwa zurückgebliebenen Rest der alten Linse ab, welche meist in toto durch die Schnittöffnung

nach aussen entleert wird, noch stammt sie von dem Hornhautepithel ab, an welches man, gestützt auf die Abstammung der Linse bei der normalen Entwicklung, zunächst denken wird. Vielmehr führt die neue Anlage ihren Ursprung auf das Epithel des Irisrandes (Fig. 73—76), das heisst auf den Rand des secundären Augenbechers zurück; sie entwickelt sich also durch eine ganz offenbare Heteromorphose aus einem Zellenmaterial, das von der Wand des primären Vorderhirnbläschens herrührt und das in der ganzen Reihe der Wirbelthiere zu der Linsenanlage niemals in irgend welcher Beziehung gestanden hat.

**Fig. 73. Meridionalschnitt durch ein Auge einer Tritonlarve,** 13 Tage nach der Operation (Entfernung der Linse). Nach Erik Müller.

*L* Linsenblase. *C* Geheilte Cornealwunde.

Noch merkwürdiger aber wird die Heteromorphose dadurch, dass die Umwandlung eines Theils des Randes des Augenbechers in eine Linse sich in sehr ähnlicher Weise vollzieht wie die normale Entwicklung der Linse aus dem äusseren Keimblatt (Fig. 73—75). Aeusseres und inneres Blatt des Augenbechers, aus welchem die vorhandenen Pigmentkörnchen allmählich ganz schwinden, weichen an einer kleinen

Fig. 74.

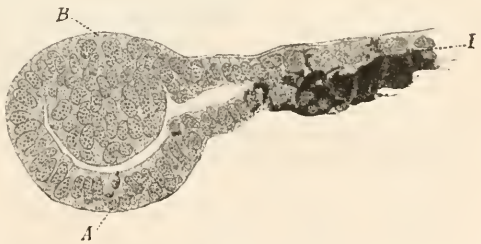



Fig. 75.

**Fig. 74. Irisrand einer Tritonlarve, welcher die Linse entfernt ist.** Am Rand hat sich ein neues Linsensäckchen gebildet. 12 Tage nach der Operation. Nach Erik Müller.

**Fig. 75. Irisrand eines ebenso operirten Thieres.** 13 Tage nach der Operation. Vom hinteren Rand des Linsensäckchens bildet sich Linsensubstanz. Nach Erik Müller.

*I* Durchschnitt durch die Iris. *A* Vordere, *B* hintere Wand des Linsensäckchens.

Stelle des oberen Randes aus einander; es bildet sich so aus ihnen ein kleines Linsensäckchen (Fig. 74). An seiner hinteren Wand wachsen die Zellen zu langen Linsenfasern aus, während aus den Zellen der vorderen Wand das Linsenepithel entsteht (Fig. 75).

Im Laufe der weiteren Differenzirung löst sich die Linsenanlage vom Irisrand ganz ab und wird regelrecht in die Mitte der Pupille aufgenommen (Fig. 76).

Auch in unserem vierten Beispiel verhält sich das Zellenmaterial des Irisrandes wie ein indifferentes Keimgewebe, welches unter den veränderten Bedingungen in Folge unbekannter Reize ein Vermögen gewinnt, welches wir den Zellen dieser Gegend im ganzen Stamm der Wirbelthiere gewöhnlich nicht innewohnen sehen.

Ueberblicken wir noch einmal die in diesem Capitel beschriebenen und die sonst noch in der Literatur bekannt gewordenen Erscheinungen der Regeneration und der Heteromorphose, so kann ich mein allgemeines Urtheil über sie in Uebereinstimmung mit den Grundgedanken, die in diesem Buche aufgestellt worden sind, jetzt noch dahin zusammenfassen:

Die aus Zellen zusammengesetzte organische Substanz besitzt wie der Krystall das allgemeine Vermögen, verloren gegangene Theile entweder wieder in der ursprünglichen Weise neu zu erzeugen

**Fig. 76. Vollständig neu regenerirte Linse einer wie in Fig. 74 u. 75 operirten Tritonlarve.** 40 Tage nach der Operation. Nach Erik Müller.

(einfache Regeneration) oder sie unter veränderten Bedingungen durch andere, diesen entsprechende Organe zu ersetzen (Heteromorphose). Das allen Theilen eines Organismus anhaftende Vermögen erklärt sich daraus, dass jede Zelle des Körpers als Mitgift der Artzelle, von welcher sie abstammt, Idioplasma oder Anlagesubstanz enthält, welche Träger der allgemeinen Arteigenschaften ist.

Für gewöhnlich ist in der organischen Substanz das Vermögen zur Regeneration nur latent vorhanden; es bedarf in jedem Fall zu ihrer Verwirklichung erst des Eintritts besonderer Bedingungen, welche im Organismenreich offenbar bald einfacher Art, bald sehr complicirt und schwieriger herzustellen sind. Unter diesen ist eine der wichtigsten die Verstümmelung des Organismus; sie gibt für gewöhnlich den ersten Anstoss und scheint in vielen Fällen allein schon hinzureichen, dass sich das Regenerationsvermögen bethätigen kann;

in anderen Fällen indessen wirken wohl dem durch die Verstümmelung gesetzten Reiz andere Bedingungen hemmend entgegen. Die grössere Complication der Organisation und die mit ihr gewöhnlich einhergehende stärker durchgeführte Integration der einzelnen Gewebe und Organe, ihre grössere Unterordnung unter die Herrschaft des Ganzen, vielleicht auch eine mit dem höheren Grad der geweblichen Differenzirung verbundene Abnahme in der Zeugungskraft der Elementartheile, scheinen solche Hindernisse abzugeben.

Hieraus würde es sich erklären, dass das Regenerationsvermögen bei den Pflanzen und den am niedrigsten organisirten Thieren am grössten ist, dagegen mit steigender Organisation im Allgemeinen abzunehmen beginnt und schliesslich scheinbar fast ganz schwindet, wie bei den Vögeln und Säugethieren. Ich sage scheinbar schwindet. Denn nach meiner Ansicht ist auch hier an den verletzten Stellen Anlagesubstanz, wie in anderen Fällen, wo Regeneration stattfindet, vorhanden; nur kann sie nicht in Wirksamkeit treten, weil im gegebenen Fall nicht alle hierzu erforderlichen Bedingungen erfüllt sind.

Wie von einer einzigen Bedingung das Ausbleiben oder der Eintritt eines organischen Processes abhängen kann, haben uns manche Beispiele in den vorausgegangenen Capiteln gelehrt. Ein Polypenstöckchen von Eudendrium racemosum — worauf noch einmal hingewiesen sei — regenerirt im Licht in wenigen Tagen die abgeschnittenen Polypenköpfchen, während sie, im Dunkeln gehalten oder nur durch rothe Strahlen beleuchtet, auch nach vielen Wochen kein einziges wieder zu erzeugen vermag, aber, ins volle Licht gebracht, das Versäumte rasch nachholt (Seite 117).

Von dem eben begründeten Standpunkt aus kann ich nicht die von anderer Seite entwickelte Ansicht theilen: „es möchte die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämmtlicher Theile eine durch Selection herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacherer Thierformen sein, die im Laufe der Phylogenese und der steigenden Complicirtheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in Bezug auf bestimmte, biologisch wichtige und zugleich häufigem Verlust ausgesetzte Theile durch speciell auf diese Theile gerichtete Selectionsprocesse wieder gesteigert werden konnte.“ Im Gegensatz hierzu erblicke ich in dem Regenerationsvermögen der Organismen eine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz, welche nicht erst durch Selection und Anpassung in jedem einzelnen Fall erworben zu werden brauchte.

## Literatur zu Capitel XII.


1) **Barfurth.** *Regeneration. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. I. 1891. Bd. II—V.*
2) *Derselbe. Zur Regeneration der Gewebe. Mit 3 Tafeln. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII S. 392. 1891.*
3) *Derselbe. Die experiment. Regeneration überschüssiger Gliedmaassentheile bei Amphibien. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. I.*
4) **Blumenbach.** *Specimen physiol. comparat. inter animantia calidi et frigidi sanguinis. Commentationes soc. reg. scient. Gottingensis Vol. VIII. 1786.*
5) **Bonnet.** *Collection compl. des œuvres de Charles Bonnet. Tome XI. Neuchâtel 1781.*
6) **Colucci.** *Sulla rigenerazione parziale dell' occhio nei Tritoni. Mem. Acad. Bologna T. I. 1891. Zoolog. Jahresbericht für 1891 S. 174.*

7) H. Driesch. *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. V. 1897.*
8) Dugès. *Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariées. Annal. d. scienc. nat. T. XV. 1828.*
9) J. van Duyne. *Ueber Heteromorphose bei Planarien. Archiv f. d. gesammte Physiol. Bd. LXIV. 1896.*
10) Flemming. *Studien über Regeneration der Gewebe. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XXIV. 1885.*
11) Fraisse. *Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien. Kassel 1885.*
12) W. Kochs. *Versuche über Regeneration von Organen bei Amphibien. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XLIX*
13) Korschelt. *Ueber das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsberichte der Gesellschaft etc. zu Marburg 1897.*
14) T. H. Morgan. *Regeneration in Allobophora foetida. Archiv f. Entwickl.-Mechanik der Org. Bd. V. 1897.*
15) Loeb. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. Organbildung und Wachsthum. Heft 1 u. 2. 1891 u. 1892.*
16) *Derselbe. Bemerkungen über Regeneration. Arch. f. Entwickl.-Mech. Bd. II. 1896.*
17) Erik Müller. *Ueber die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLVII. 1896.*
18) Harriet Randolph. *Observations and experiments on regeneration in Planarians. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. V. 1897.*
19) Röthig. *Ueber Linsenregeneration. Doctordissertation. Berlin 1898.*
20) Samuel. *Die histogenetische Energie und Symmetrie des Gewebewachsthums. Virchow's Archiv Bd. CI. 1885.*
21) Spallanzani. *Physik. u. mathemat. Abh. Leipzig 1796.*
22) H. Spencer. *Die Principien der Biologie. Uebersetzt von Vetter. Bd I S. 194. 1876.*
23) Ströbe. *Experimentelle Untersuchungen über Degeneration und Regeneration peripherer Nerven nach Verletzungen. Ziegler's Beiträge Bd. XIII. 1893.*
24) Tornier. *Ueber Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. III. 1896.*
25) Viering. *Experimentelle Untersuchung über die Regeneration des Sehnengewebes. Virchow's Archiv Bd. CXXV S. 252.*
26) Weismann. *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Seite 124. Jena 1892.*
27) Gustav Wolff. *Entwicklungsphysiologische Studien I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Archiv f. Entwickl.-Mech. d. Organismen Bd. I. 1895.*

## DREIZEHNTES CAPITEL.

### Verschiedene Zustände und Modificationen der Zellen im vielzelligen Organismus (Hypertrophie, Atrophie, Metaplasie, Hyperplasie, Necrose).

In den vorausgegangenen Capiteln wurde durch theoretische Betrachtungen und durch Sammlung von Thatsachen und Experimenten nachzuweisen versucht, dass die Zelle im vielzelligen Organismus Einwirkungen ihrer näheren und entfernteren Umgebung ausgesetzt ist. Denn einmal wirken die Zellen ihrer Nachbarschaft, ja schliesslich des ganzen Organismus durch unzählige Beziehungen (Correlationen) in einer für uns gar nicht zu übersehenden Weise auf sie ein, ferner ist sie in dieser oder jener Art auch mannigfaltigen Einflüssen der Aussenwelt unterworfen.

Der Lebensprocess einer Zelle besteht darin, dass sie ihrer Natur gemäss auf alle diese Einwirkungen in verschiedener Art reagirt und ihnen mit Gegenwirkungen nach dem Causalitätsgesetz antwortet. Statt des Ausdruckes, ihrer Natur gemäss reagiren, kann man auch sagen gemäss ihrer ererbten (siehe Capitel XVIII), von ihren Vorfahren ihnen überlieferten Organisation oder gemäss der Organisation ihres Idioplasmas. Den eigenthümlichen Charakter, welchen hierbei der Lebensprocess der Zelle je nach den auf sie einwirkenden Ursachen nothwendiger Weise annimmt, kann man als ihren jeweiligen Zustand bezeichnen, und insofern derselbe auch zur Entstehung besonderer Structuren führt, kann man von besonderen Modificationen der Zellen reden.

Nach der Theorie der Biogenesis treten die von der Eizelle durch Theilung abstammenden und sich durch fortgesetzte Zeugung vermehrenden Zellen von gleicher ererbter Organisation in immer verschiedener und mannigfaltiger werdende Zustände ein, indem ihre Lebensprocesse aus den verschiedenartigsten, oben angegebenen Ursachen an dieser oder jener Stelle des zusammengesetzten Organismus in einer immer mehr bestimmten Richtung determinirt werden. Sie erfahren ferner die verschiedenartigsten Modifikationen, indem mit einzelnen Zuständen sich die Entstehung besonderer, uns sichtbar werdender Structuren verbindet, auf Grund deren wir die Zellen in die verschiedenen Ordnungen, Familien und Gruppen der Gewebe sondern.

Zu der ererbten Organisation der Zelle gesellt sich so noch eine erworbene Structur hinzu, in welcher der durch die verschiedenartigsten Bedingungen hervorgerufene jeweilige Zustand der Zelle einen Ausdruck findet. An den Geweben sind daher zwei in einem gewissen Gegensatz zu einander stehende organisirte Substanzen zu unterscheiden, eine Substanz, auf welcher die ererbte Organisation der Zelle beruht, das Idioplasma Nägeli's, welches nach unserer Theorie in den Kernsubstanzen enthalten ist, und eine für besondere Arbeitszwecke gebildete Substanz, die formed matter Beale's oder das Protoplasmaproduct.

Das Idioplasma hat eine dauerhafte Organisation, indem es unter den verschiedenartigsten Zuständen bestehen kann, ohne seinen „Artcharakter" zu verlieren; auf ihm beruht also die Constanz der Species, es ist der Träger aller erblichen Anlagen einer Species, welche sich nachgewiesenermaassen in einzelnen Fällen im Laufe von Jahrtausenden kaum verändert haben, wenigstens in keiner für uns sichtbaren Weise. Es ist eine Substanz, welche im Wechsel der Lebensprocesse sich selbst erhält, indem sie andere Stofftheile fortwährend in ihre Organisation mit hineinzieht und dabei nicht nur den Verlust ersetzt, sondern ihn übercompensirt und dadurch über ihr ursprüngliches Maass hinauswächst.

Das Protoplasmaproduct dagegen ist eine vergängliche Substanz, gebildet von der Zelle unter dem Einfluss des Idioplasmas als Reaction auf bestimmte Reizursachen, eine Substanz, welche häufig nur so lange Bestand hat, als die Ursachen andauern, in deren Folge sie im Zellenorganismus entstanden ist. Sie ist eine Substanz, durch welche der Organismus der Zelle besondere Wirkungen ausübt, eine specifische Function verrichtet; während das Idioplasma der Inbegriff aller ererbten Eigenschaften der Zelle, also Anlagesubstanz ist, ist das Protoplasmaproduct eine einzelne, unter besonderen Bedingungen zu besonderer Entwicklung gelangte Anlage, neben welcher noch andere Anlagen im Idioplasma latent ruhen.

Eine Mittelstellung gewissermaassen zwischen Idioplasma und formed matter nimmt das Protoplasma ein als eine Substanz, durch welche das Idioplasma mit der Aussenwelt in Verkehr tritt, durch welche es sich ernährt, und durch dessen Vermittlung es die Plasmaprodukte bildet (Ernährungsplasma von Nägeli).

Unsere Aufgabe in dem vorliegenden Kapitel wird es sein, uns jetzt von den aufgestellten Gesichtspunkten aus noch etwas eingehender mit den Zuständen zu beschäftigen, unter welchen uns die Zellen als Gewebebildner entgegen treten.

Wie die Zellen selbst, sind auch die meisten ihrer Plasmaproducte der Schauplatz eines sich bald rascher, bald langsamer vollziehenden Stoff- und Kraftwechsels; sie werden sogar im Leben der Gewebe besonders in Anspruch genommen, da sie die mit besonderer Function betrauten Theile der Zellen sind. Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, Bindegewebsfasern, Knochen- und Knorpelgrundsubstanzen haben, ein jedes Gebilde in seiner Art, bestimmte, mit Stoffverbrauch einhergehende Arbeit im Körper zu verrichten. Da der Lebensprocess, wie

schon früher aus einander gesetzt wurde, auf einer beständigen Zerstörung und Neubildung organischer Substanz beruht, so müssen auch die Protoplasmaproducte sich bei ihrer Thätigkeit allmählich verbrauchen und müssen, um in ihrem Bestand erhalten zu werden, durch neu eintretende Theilchen ersetzt werden, welche durch die formative Thätigkeit der zu ihnen gehörigen Zellen gebildet werden.

Hierin liegt im Wesentlichen mit der Grund für ihre grössere Unbeständigkeit. Denn wie wir gleich Anfangs hervorhoben, ist die Entstehung der Protoplasmaproducte immer an besondere, zuweilen wahrscheinlich sehr complicirte Bedingungen gebunden. Es geht mit den im Laboratorium der Zelle sich vollziehenden, chemisch-physikalischen Processen wie bei der künstlichen Darstellung von hoch complicirten organischen Verbindungen. Auf directem Wege, durch einfache Mischung der in der Verbindung enthaltenen elementaren Bestandtheile kommt der Chemiker niemals zum Ziele; er muss, um ein Kohlenhydrat von einer besonderen Structurformel darzustellen, erst die Bedingungen ausfindig machen, unter welchen sich die einfacheren Theile zu dem complicirteren Ganzen häufig auf verschlungenen Umwegen zusammenfügen. Ebenso kann Muskel-, Nerven-, Knorpelsubstanz u. s. f. in der Zelle nur entstehen, wenn der ganze Complex der auf Bildung von Muskel-, Nerven- und Knorpelsubstanz hinwirkenden Ursachen gegeben ist.

Die Unbeständigkeit der Protoplasmaproducte beruht daher darauf, dass die Bedingungen, unter denen sich die Zellen befinden, und mithin auch ihre Zustände andere werden können; oder umgekehrt ausgedrückt, die Erhaltung der Protoplasmaproducte in ihrem normalen Bestand erfordert, dass die Gewebe im Allgemeinen unter denselben Bedingungen verharren, unter welchen sie entstanden sind und functioniren. Nicht nur müssen von ihnen Schädlichkeiten, welche sie irgendwie beeinträchtigen können, fern gehalten werden: mangelhafte Ernährung, Störungen in der Blutcirculation, schädliche mechanische und thermische Einflüsse, giftige chemische Verbindungen, welche in den Blut- und Säftestrom durch irgend welche Umstände hineingerathen sind (Zucker bei Diabetes, Bakterienproducte bei Infectionskrankheiten, Gifte durch Aufnahme in den Darmkanal), sondern die Gewebe müssen auch, was weniger selbstverständlich erscheint, die Verrichtungen, für welche sie im Organismus vorhanden sind, auch wirklich ausüben. Sie müssen, wenn auch nicht immer, doch zeitweise in der ihnen angemessenen Weise in Thätigkeit treten; denn das ist mit ein Zeichen dafür, dass sie sich unter den Bedingungen, unter denen sie entstanden sind, im Allgemeinen noch befinden. Ein Nerv muss Reize leiten, das Auge Licht empfinden, ein Muskel sich zusammenziehen; Knochen, Sehnen und Bänder müssen Zug und Druck aushalten, Blutgefässe durch circulirendes Blut in Spannung erhalten werden, Drüsen secerniren etc. Ein specifisches Gewebe kann nicht dauernd in einem Zustand der Unthätigkeit oder Leistungsunfähigkeit verharren, ohne dass es in der Beschaffenheit seiner Plasmaproducte Schaden erleidet und Veränderungen erfährt, welche Pathologen und Kliniker als Inactivitätsatrophie bezeichnen.

Beweisende Beispiele hierfür finden sich in grosser Zahl. Ein Muskel, welcher längere Zeit nicht arbeitet, nimmt an Volumen ab, ohne dass irgend welche Schädlichkeiten auf ihn eingewirkt haben, und ohne dass seine Ernährung durch den Blutstrom eine Beeinträchtigung

erfahren hat. Chirurgen haben häufig genug diese so unerwünschte Inactivitätsatrophie der Muskeln zu beobachten Gelegenheit gehabt, wenn sie eine Gliedmaasse in Folge eines Gelenkleidens oder einer complicirten Fractur für längere Zeit durch einen Gipsverband unbeweglich gemacht und die Muskulatur zur Unthätigkeit genöthigt haben.

Die Sehorgane von Thieren, die beständig in unterirdischen Höhlen wohnen, sind vollständig verkümmert, so dass sie auf Lichteindrücke überhaupt nicht mehr reagiren.

Ein Blutgefäss, das in Folge einer Veränderung der Circulation aus dem Blutkreislauf ausgeschaltet wird, verödet und verliert in kurzer Zeit vollständig die einem Blutgefäss zukommende Structur: die Schichtung seiner Wand in Tunica intima, media und adventitia, die charakteristische Vertheilung von elastischer Substanz und von Muskelfasern. Es wird ein Bindegewebsstrang, wie uns die Vorgänge, die sich nach der Geburt eines Säugethieres an der Arteria umbilicalis, der Vena umbilicalis und dem Ductus Botalli abspielen, zur Genüge lehren.

Ein Knochenvorsprung, von welchem die einen Zug auf ihn ausübende Muskelsehne abgetrennt wird, verkleinert sich. — Der Rand des Acetabulums verändert sich allmählich, wenn bei einer Oberschenkelluxation der Femurkopf nicht wieder in die alte Lage zurückversetzt wird. — Die Zahnalveolen schwinden, wenn die in ihnen befestigten Zahnwurzeln durch Ausziehen oder durch Resorption entfernt sind.

Ein Magen, dem fortgesetzt nur ein Minimum von Speisen zur Verdauung dargereicht wird, büsst allmählich seine ursprüngliche Verdauungskraft ein.

Der Abschnitt des Darmes unter einer ergiebigen Kothfistel, einem sogenannten Anus praeternaturalis, atrophirt zu einer dünnen Haut. (Cohnheim.)

So zerstört sich gewissermaassen jede Structur im Organismus allmählich von selbst, wenn sie nicht mehr den Bedingungen entspricht, unter welchen sie entstanden war, und deren sie daher auch zu ihrer Erhaltung bedarf. Es ist dies eine einfache Consequenz der ganzen Auffassung, die wir vom Lebensprocess gewonnen haben; es ist eine Consequenz des Satzes, dass die Beständigkeit der organischen Substanz nur auf ihrer fortdauernden Neuerzeugung beruht. Kein Structurtheil des Körpers ist an sich etwas Dauerhaftes, sondern wird es nur insoweit, als er bei dem Zerstörungsprocess, dem er in seinen einzelnen Theilen ausgesetzt ist, in demselben Maasse wieder neu ersetzt wird. Damit dies aber möglich ist, müssen auch alle Bedingungen erfüllt sein, an welche die Entstehung einer bestimmten Structur geknüpft ist. Muskelsubstanz entsteht und erhält sich nur an Orten, wo etwas zu bewegen ist, Knochensubstanz, wo etwas zu stützen und Zug und Druck auszuhalten ist, Nervensubstanz, wo Reize zu empfangen und fortzuleiten sind.

Man hat die complicirten Erscheinungen, welche zum Theil schon die älteren Naturforscher und Aerzte gekannt und zu erklären versucht haben, in unserer Zeit verständlich zu machen gesucht durch den Satz: dass zur Erhaltung organischer Gebilde ein *functioneller Reiz*, das heisst, ein Reiz, welcher in dem gereizten Theil die ihm eigenthümliche Function hervorruft, erforderlich sei. Roux

hat hiermit die Hypothese verbunden, dass dem specifischen functionellen Reiz jedes Gewebes zugleich eine trophische Ernährung anregende Wirkung zukomme. Der functionelle Reiz soll neben der specifischen Function zugleich auch „direct oder indirect" die Assimilation anregen, welche ohne seine Einwirkung nicht gehörig von statten gehen kann; er soll somit zugleich trophisch, die Ernährung hebend wirken."

Den Sätzen liegt ebenso wie der alten Lehre von der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches der Theile oder von der Wirkung der Uebung etwas Richtiges zu Grunde. Aber beide Formeln sind zu eng und einseitig gefasst und dringen nicht bis zum Grund der Sache vor. Denn weder der Ausdruck functioneller Reiz, noch der Ausdruck Wirkung des Gebrauches und Nicht-Gebrauches ist umfassend genug zur Bezeichnung der meist verwickelten Bedingungen, welche in der oben angegebenen Weise zur Entstehung und zum Bestand einer organischen Structur erforderlich sind.

Ein Beispiel wird dies am besten zeigen. Eines der am raschesten functionirenden Organe, auf welches man sich am häufigsten bei den aufgestellten Erklärungen zu beziehen pflegt, ist der Muskel. Beim Worte „functioneller Reiz" denkt man hier gewöhnlich an den Impuls, welcher dem Muskel durch seinen Nerven ertheilt wird. Durchschneidung, überhaupt Degeneration des Nerven, ruft ja Veränderungen in der Structur der Muskelfasern und schliesslich ihre Atrophie hervor, weil ihnen vom Nerven aus kein „functioneller Reiz" mehr ertheilt wird. Hierauf passt der Ausdruck „Verkümmerung in Folge mangelnder functioneller Reize" oder Verkümmerung in Folge Nicht-Gebrauchs ganz gut, und soweit scheint Alles mit der Erklärung in Ordnung zu sein.

Nun giebt es aber auch Fälle, in denen der Sachverhalt doch ein etwas complicirterer ist. Ein Muskel kann atrophiren, auch wenn er noch mit seinem leitungsfähigen Nerven verbunden ist. So nehmen bei Kniegelenkanchylose die Schenkelmuskeln des Menschen an Volumen ab; sie können zwar noch vom Nerven aus gereizt werden, aber sie können keine entsprechende Arbeit mehr verrichten, weil die Knochen, welche sie gegen einander bewegen sollen, absolut unbeweglich geworden sind.

In einem anderen, gewissermaassen entgegengesetzten Falle verkümmern die Muskeln, wenn man sie von ihren Ursprungs- und Insertionspunkten abgetrennt hat, so dass sie bei ihren Verkürzungen keine Widerstände mehr zu überwinden haben, eine Erscheinung, welche man an Amputationsstümpfen zu beobachten Gelegenheit hat.

Es kommt, wie die zwei angeführten Beispiele lehren, nicht nur darauf an, dass der Muskel vom Nervensystem „functionelle Reize" zugeführt erhält und sich zusammenzieht, sondern vor allen Dingen, wie er sich zusammenzieht. Das hängt aber wesentlich von den Bedingungen ab, unter denen er sich befindet, besonders von der Art und Grösse der zu überwältigenden Widerstände, von der Spannung seiner Fasern etc. Ein Muskel, um in seinem Bestand erhalten zu werden, muss die ihm adäquate Arbeit verrichten. Aendern sich daher die Bedingungen, unter denen ein Muskel entstanden ist und zuvor gearbeitet hat, so werden sich nach einiger Zeit auch entsprechende Rückwirkungen in Veränderungen seiner Structur bemerkbar machen.

Von Wichtigkeit für die Dauerfähigkeit von Structuren ist auch der Umfang der Zerstörungs- und Neubildungsprocesse, welche in einem Gewebe bei seiner Function stattfinden. Structuren werden sich um so leichter und rascher verändern können, je mehr sie einer Zerstörung bei der Function ausgesetzt sind. Denn dann werden sich die in Folge veränderter Bedingungen ausbleibenden Neubildungsprocesse bald bemerkbar machen. In dieser Beziehung bestehen offenbar erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Organen und Geweben. Am raschesten verändern sich in ihrer Structur wohl Muskelfasern, Drüsenzellen und Sinneszellen, in welchen der Stoffumsatz bei ihrer Function am grössten ist. Beständiger ist schon die Knochensubstanz, bei welcher daher statische Veränderungen der Structur sich nur nach längeren Zeiträumen und unter constant einwirkenden Zug- und Druckkräften ausbilden werden. Noch passiver als die Knochen sind vermuthlich die Sehnen, Fascien und Bänder, so dass sie, wenn sie einmal gebildet sind, in ihrer Form sich längere Zeit erhalten, auch wenn die Bedingungen ihrer Gebrauchsweise andere geworden sind.

Ausserordentlich gering sind endlich offenbar die Zerstörungs- und Neubildungsprocesse in den Cellulosemembranen der Pflanzen; daher sind hier unter bestimmten Bedingungen entstandene Structuren für gewöhnlich an neue Bedingungen nicht mehr anpassungsfähig. Nur jugendliche Pflanzentheile sind, wie wir oben (Seite 92) gesehen haben, geotropisch und heliotropisch etc. und verändern, wenn sie in andere Lagen gebracht werden, ihre Wachsthumsrichtung (Fig. 32); schon fest verholzte Pflanzentheile dagegen reagiren nicht mehr. Auch an veränderten Zug und Druck können sich die mechanischen Gewebe der Pflanzen nicht mehr anpassen, wie es im thierischen Körper die Knochen thun (siehe Seite 109). Die in die Dicke wachsenden Baumstämme der Dicotylen und Coniferen behalten die einmal erzeugte Holzmasse, sind daher „fast compacte, also mechanisch irrationell gebaute Säulen“ (Julius Wolff).

Schwendener bemerkt hierzu: „Denken wir uns irgend ein jugendliches Organ, dessen Zellwände oder Gewebslamellen dem fraglichen Curvensystem augenblicklich genau entsprechen, so leuchtet ein, dass jede nachträgliche Streckung nothwendig eine Verzerrung desselben herbeiführen muss, sofern nicht gleichzeitig für eine fortwährende Resorption einzelner Gewebselemente und für Neubildung anderer an günstiger Stelle Sorge getragen ist. Ein solcher Vorgang findet im Gebälke der Knochen thatsächlich statt und ist von Julius Wolff noch neuerdings eingehend dargelegt worden.“ „In vegetabilischen Geweben dagegen kommen höchstens nachträgliche Membranverstärkungen an statisch gefährdeten Stellen, z. B. Bildung von Holzparenchym in den Lücken eines gesprengten Bastringes u. dgl., vor; aber eine fortwährende Umgestaltung und Neubildung von Geweben nach Maassgabe der jeweiligen Zug- und Druckspannungen ist nirgends beobachtet. Wäre sie möglich, so würde es z. B. für die Dicotylen mit Dickenwachsthum rationell sein, die inneren Jahresringe des Stammes durch einen in centrifugaler Richtung fortschreitenden Lösungsprocess in Glycose zu verwandeln und diese zum Aufbau neuer Jahresringe zu verwerthen. Ebenso würde im Verlauf der äusseren Dimensionsänderungen noch manche andere Transformation der inneren Architektur erwünscht sein, wenn sie nur ausführbar

wäre. Allein die Pflanze steht hier vor unüberwindlichen Schranken, welche die strenge Einhaltung vorgezeichneter Curvensysteme von vornherein ausschliessen."

Bei den Thieren sind Kliniker und pathologische Anatomen auf die Veränderlichkeit der Gewebe schon früh aufmerksam geworden, weil sie sich ja besonders mit den Störungen der normalen Lebensprocesse und Structuren zu beschäftigen haben. Vor allen Dingen hat Virchow zur Klärung der sich hier darbietenden Erscheinungen durch seine Cellularpathologie viel beigetragen. Er hat zuerst die einzelnen Zustände, welche im Leben der Gewebe eintreten und sich einander ablösen können, scharf unterschieden und sie mit Namen belegt, welche sich seitdem in der pathologischen Anatomie eingebürgert haben. Ausser dem normalen Zustand der Organe und Gewebe unterscheidet Virchow 1) einen Zustand der Hypertrophie, 2) der einfachen Atrophie, 3) der Metamorphose oder Metaplasie, 4) der Wucheratrophie, 5) der Hyperplasie, 6) der Degeneration und Necrose.

Wir wollen auch im Folgenden an dieser Eintheilung im Ganzen festhalten; dabei aber der bessern Uebersicht halber die an der Zelle zu unterscheidenden Zustände in zwei Gruppen eintheilen, erstens in eine Gruppe, in welcher sich der veränderte Zustand der Gewebe nur in der Beschaffenheit der Protoplasmaproducte äussert, zweitens in eine Gruppe, in welcher sich an den Veränderungen der Protoplasmaproducte auch die Zellkörper noch ausserdem entweder durch Vermehrung ihrer Kerne oder durch Degeneration betheiligen.

## A. Erste Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äussert sich nur in der Beschaffenheit der Protoplasmaproducte.

### 1. Die Hypertrophie der Gewebe.

Es ist eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz, unter günstigen Bedingungen nicht nur die im Lebensprocess verbrauchte Substanz zu ersetzen, sondern zugleich noch einen Mehrwerth zu liefern. Die lebende Substanz kann daher über ihr ursprüngliches Maass hinauswachsen und immer mehr fremden Stoff in ihren Lebensprocess hineinziehen.

Eine Uebercompensation des Verbrauches kommt auch in der Hypertrophie eines Gewebes, in der Vermehrung der für bestimmte Verrichtung gebildeten Substanz zum Ausdruck. Hierfür verschiedene Beispiele:

Zellen, deren ganzer Stoffwechsel im thierischen Körper darauf eingerichtet ist, aus dem allgemeinen Säftestrom Fette an sich zu ziehen und in ihrem Protoplasma aufzuspeichern, hypertrophiren, wenn im Körper der Verbrauch von Fett für Arbeitszwecke sinkt, während die Zufuhr die gleiche bleibt. Die Fettzellen kommen so in die Lage, mehr Fett aufzunehmen, als sie wieder an die Orte des Verbrauches abgeben können.

Die Epithelzellen der gewundenen Harnkanälchen haben vermöge ihrer specifischen stofflichen Zusammensetzung die Fähigkeit, aus dem Blute harnfähige Substanzen an sich zu ziehen, und nachdem sie ihr Protoplasma durchsetzt haben, wieder nach aussen abzugeben. Wenn in Folge der Exstirpation einer Niere der von ihr auszuscheidende Antheil an harnfähiger Substanz im Blut zurückbleibt, so wird der

andern Niere ein Ueberschuss geboten, eine gesteigerte Thätigkeit hervorgerufen und dadurch eine vermehrte Anbildung derjenigen specifischen Substanzen bewirkt, auf deren Anwesenheit die Eigenthümlichkeit der Nierenzellen beruht, harnfähiges Material an sich zu ziehen. Die Nierenzellen vergrössern sich, wie durch Messungen festgestellt ist, die ganze Niere hypertrophirt.

Am ausgeprägtesten tritt uns die Uebercompensation beim Stoffumsatz im quergestreiften und glatten Muskelgewebe entgegen. Die contractile Substanz vermehrt sich unter allen Bedingungen, durch welche sie in höherem Maasse in Anspruch genommen wird. Mehr contractile Theilchen, als sich abnutzen, fügen sich dann den alten an; der Querschnitt des Muskelprimitivbündels wächst, indem sich zwischen den alten neue, quergestreifte Primitivfibrillen ausbilden. Glatte Muskelfasern werden dicker und länger, wie in der hypertrophischen Darmwand oberhalb einer Stenose oder in der Wand der Harnblase bei Prostatahypertrophie oder in der schwangeren Gebärmutter. Mehrleistungen, die innerhalb bestimmter Grenzen an das arbeitende Organ gestellt werden, fördern sein Wachsthum und rufen allmählich eine grössere Leistungsfähigkeit hervor, bis ein neues Gleichgewicht zwischen der von einem Muskel zu leistenden Arbeit und der Masse der zur Arbeit beanspruchten Substanz hergestellt ist.

Der Vorgang ist im Grunde genommen genau derselbe, wie in den früher (Seite 100) referirten, von Hegler ausgeführten Experimenten, welche lehrten, dass wachsende Pflanzentheile durch Verstärkung der mechanischen Gewebe in demselben Maasse eine grössere Zugfestigkeit gewinnen, als sie allmählich in steigender Progression mit mehr Grammgewichten belastet werden.

Die Muskeln eines Armes, welche tagüber beständig, aber nur zu leichter Arbeit in Bewegung gesetzt werden, verhalten sich ganz anders in der Ausbildung contractiler Substanz als die Muskeln eines Turners, welcher schwere Hanteln nur stundenweise hebt, oder eines Schmiedes, welcher beim Ambos den schweren Eisenhammer schwingt. Nicht die Contraction allein, sondern vor allen Dingen die Grösse des hierbei zu bewältigenden Widerstandes, die Grösse der Last ist es, welche den Muskel stärkt. Muskelsubstanz findet die zu ihrer Entstehung, sowie die zu ihrer Weiterbildung erforderlichen Bedingungen nur an Stellen, wo Muskelarbeit, und in dem Maasse, in welchem solche zu verrichten ist. Daher passt sich überall das Muskelsystem von selbst innerhalb gewisser Grenzen den ihm im Organismus gestellten Bedingungen an und wird in seiner ungleich starken Ausbildung in den verschiedenen Abschnitten des Gefässsystems, des Darmkanals, der Theile des Skeletts von selbst regulirt.

Es geht hier in der Oekonomie der Lebewesen wie in der menschlichen Gesellschaft, in welcher verstärkte Nachfrage nach einem Gebrauchsgegenstand von selbst auch die Bedingungen für eine stärkere Erzeugung desselben schafft und so mit der Zeit auch ein vergrössertes Angebot hervorruft.

Den hier begründeten Ideengang hat Pflüger in seiner Schrift: „Die teleologische Mechanik der lebenden Natur“ in einer mehr teleologischen Fassung in dem Satz ausgedrückt: „Die Ursache des Bedürfnisses ist zugleich auch die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses.“ Und er fügt an späterer Stelle hinzu: „Dies führt uns leicht zur Erkenntniss, dass, wenn

eine Zelle durch starke Arbeit Stoff und Kraft verbraucht hat, abermals der Verlust die Ursache des Wiedergewinnes sein muss. Diejenigen Stellen, wo aus dem Gebäude der lebendigen Organisation Bausteine ausgetreten sind, werden mit starken Anziehungen begabt sein, welche sie zur Wiedereinfügung neuen Nährmateriales befähigen. Es ist aber eine Thatsache, dass bei grösserem Verluste in Folge verstärkter Arbeit solche Bedingungen entstehen, denen zufolge immer etwas mehr wieder gewonnen wird, als verloren ging. Denn der anhaltend stärkere Gebrauch des Organs lässt dasselbe an Masse und Kraft zunehmen. Deshalb werden Muskeln durch grössere Arbeit umfangreicher und bedeutenderer Anstrengung fähig. Das Bedürfniss nach grösserer Arbeitskraft hat diese zur nothwendigen Folge."

### 2. Die Atrophie der Gewebe.

Wie schon oben erwähnt, zerstört sich jede Structur im Organismus allmählich von selbst, wenn sie nicht mehr den Bedingungen entspricht, unter welchen sie entstanden ist, und deren sie daher auch zu ihrer Erhaltung bedarf. Die Atrophie bildet die Kehrseite der Hypertrophie.

Wenn die Neubildung von Fett und Drüsensecret, von Muskel- und Nervensubstanz in Folge veränderter Bedingungen unterbleibt, so muss Atrophie der betreffenden Gewebe eintreten, weil sich jetzt in ihnen allein der natürliche Verbrauch und die Abnützung durch den Lebensprocess geltend macht.

Nach langem Hungern oder bei sehr starkem Stoffverbrauch nimmt die Fettzelle an Umfang ab, weil ihr Material von den Arbeitsorganen des Körpers in Anspruch genommen und nach den Orten des stärkeren Verbrauchs geschafft wird; der in der Zelle eingeschlossene Fetttropfen wird kleiner und kleiner und zerfällt schliesslich in einzelne Tröpfchen, die ebenfalls schwinden können. Nur das Protoplasma mit dem Kern bleibt als Rest der Zelle zurück, welche so von einer einfachen Bindegewebszelle nicht mehr zu unterscheiden ist.

Eine Drüse, die nicht mehr oder nur spärlich secernirt, nimmt an Volumen ab; ihre Zellen verkleinern sich. Am leichtesten kann man diesen Zustand durch Durchschneidung des Drüsennerven hervorrufen, wodurch die Reflexreize aufhören, durch welche das Drüsengewebe normaler Weise zur Secretion angeregt wird. So verkleinert sich zum Beispiel nach den Untersuchungen von Cl. Bernard und Heidenhain die Unterkieferdrüse des Hundes sehr erheblich, wenn der zu ihr führende Nervenast durchschnitten worden ist; „sie gewinnt im frischen Zustande ein wachsgelbliches Aussehen und zeigt bei der mikroskopischen Untersuchung ein unverkennbar verändertes Verhalten. Zwischen zahlreichen Acinis, deren Zellen den Bau der Zellen unthätiger Drüsen besitzen, liegen zerstreut andere von der charakteristischen Form der Acini thätiger Drüsen, in denen Schleimzellen von gewöhnlichem Habitus nicht vorhanden sind." (Heidenhain.)

Wie bei der Hypertrophie, so treten auch bei der Atrophie die Erscheinungen um so rascher und prägnanter zu Tage, je mehr es sich um Gewebe handelt, deren Arbeitsleistung an hochorganisirte Protoplasmaproducte gebunden ist, welche sich durch lebhaften Stoffwechsel und leichte Zerstörbarkeit auszeichnen.

Obenan stehen in dieser Beziehung das Muskel- und das Nervengewebe.

Die Muskelprimitivbündel nehmen durch Schwund von contractiler Substanz sowohl in der Längen- als in der Dickendimension unter den verschiedenartigsten Bedingungen ab. Als eine solche ist erstens zu nennen die Abtrennung des Muskels von seinen Ursprungs- und Insertionspunkten. Hierdurch verlieren die Muskelfasern ihre normale Spannung und Dehnung. Wenn sie sich zusammenziehen, sind die bei der Contraction zu bewältigenden Widerstände vermindert, da die Muskelenden an nachgiebiges und dehnbares Bindegewebe angreifen. Der Muskel hat daher, auch wenn er innerviert wird, weniger Arbeit als früher zu leisten. Eine zweite Ursache der Atrophie ist verminderter oder ganz aufgehobener Gebrauch der Muskelelemente. Muskelgruppen, die in Folge starker Arbeit beim Turnen oder in einem Berufe hypertrophisch geworden sind, verkleinern sich wieder, wenn sie in Folge veränderter Lebensweise während längerer Zeit verhältnissmässig unthätig geblieben sind. Mangelhafte Bewegung der Extremitäten bei langwierigen Krankheiten in Folge chirurgischer Operationen etc. führen zu atrophischen Processen geringeren Grades.

Am häufigsten wird endlich die Ausserfunctionssetzung der Muskeln durch verschiedenartige Erkrankungen im Bereich des Nervensystems hervorgerufen, welche Degenerationen motorischer Nervenfasern zur Folge haben: essentielle Kinderlähmung, progressive spinale Muskelatrophie. Lähmung nach Apoplexieen. Sie lässt sich experimentell am leichtesten und vollständigsten erzielen durch Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven.

Höhere Grade von Atrophie der Muskelfasern bleiben nicht auf eine einfache Abnahme der contractilen Substanz beschränkt, sondern äussern sich bald auch in einer mikroskopisch wahrnehmbaren Veränderung ihrer Structur. Fettglänzende Körnchen und Tropfen treten in ihr auf; die Querstreifung wird dadurch undeutlicher und schwindet schliesslich vollständig. Die zerfallende contractile Substanz wird hierauf ganz resorbirt; von einem Muskelprimitivbündel bleibt nichts als das Protoplasma mit den Kernen zurück. Während das keiner Function mehr dienende Protoplasmaproduct seine Rolle im Organismus ausgespielt hat, bleibt das Protoplasma mit den Kernen, die forming matter, erhalten.

Gleich der Muskelfibrille zerfällt auch nach kurzer Zeit die ausser Dienst gesetzte Nervenfibrille. Wie für jene zu ihrer Erhaltung die Contraction, so ist für diese eine zeitweise Erregung durch Nervenreize erforderlich.

Da ferner die Aufgabe der Nervenfasern darin besteht, verschiedene Organe zu gemeinsamer Function zu verbinden, so ist die Durchschneidung der Nervenfasern ein vorzügliches Mittel, nicht nur um physiologisch den Ausfall von Functionen, sondern auch histologisch die Atrophieen von Structuren zu studiren, welche den ausgefallenen Functionen dienen. Mit der motorischen Nervenfaser degenerirt die zugehörige motorische Endplatte und das Muskelprimitivbündel; würde man noch genauer und weiter den Process verfolgen, so würde man gewiss noch damit in Zusammenhang stehende Veränderungen an den Sehnen eines atrophischen Muskels und an dem zum Insertions- oder Ursprungspunkt dienenden Knochengewebe wahrnehmen können.

Degeneration sekretorischer Fasern bewirkt Veränderungen am Drüsengewebe. Durchschneidung eines Sinnesnerven hebt die

Function der mit ihm zusammenhängenden nervösen Endapparate auf und ruft in Folge der mangelnden Reizfortleitung degenerative Processe auch an den Reiz aufnehmenden Apparaten hervor.

Wie S. Meyer durch Durchschneidung des Nervus glossopharyngeus vom Kaninchen feststellte, beginnen schon 30 Stunden nach der Operation Veränderungen an den Geschmacksknospen der Papilla foliata nachweisbar zu werden. Es bildet sich eine Wucherung von Zellen am Fuss der Knospen aus, durch welche ihre Abgrenzung gegen das Epithel mehr und mehr verwischt wird. Die Zellen der Knospen verlieren ihre charakteristische Form und wandeln sich in indifferente Elemente des Plattenepithels um. Am 12. Tage sind alle Geschmacksknospen spurlos verschwunden; an ihre Stelle ist ein gewöhnliches Plattenepithel getreten.

In ähnlicher Weise berichtet Colasanti von Degeneration der Riechschleimhaut nach Durchschneidung des Nervus olfactorius, was indessen von Neuberger etc. in Abrede gestellt wird.

Die Atrophie von Sinnesapparaten nach Nervendurchschneidung ist von besonderem theoretischen Interesse, weil sie eintritt, trotzdem die äusseren „functionellen Reize" niemals aufhören, auf sie einzuwirken. Die Geschmacksknospen werden von denselben Flüssigkeiten wie zuvor umspült; was gestört ist, ist allein die Reizfortleitung in der degenerirten Nervenfaser. Auch diese Art der Ausserfunctionssetzung ist daher schon im Stande, in den Zellen die eigenthümlichen Structuren zu zerstören, durch welche sie sich als functionirende Sinneszellen auszeichnen, und sie dadurch wieder in indifferente Elemente umzuwandeln.

### 3. Functionswechsel. Metamorphose und Metaplasie der Gewebe.

Je nach den Bedingungen, durch welche die Processe des Zerfalls und der Neubildung bei dem Stoffwechsel in den Geweben regulirt werden, liessen sich an ihnen drei verschiedene Zustände unterscheiden, die auf den vorausgegangenen Seiten besprochen wurden. Es kann sich erstens ein Gewebe in seinem normalen Bestand erhalten, wenn in dem durch die Verhältnisse regulirten Stoffwechselprocess sich Zerstörung und Neubildung die Wage halten. Zweitens kann die Zerstörung, drittens die Neubildung überwiegen und in einem Fall zur Atrophie, im anderen Fall zur Hypertrophie führen.

Nun ist aber auch noch ein vierter Zustand möglich: Die formative Thätigkeit der Zelle kann durch veränderte Lebensbedingungen in ganz andere Bahnen gelenkt werden und an Stelle des zerstörten ein anders geartetes Protoplasmaproduct anbilden. Die Richtung des Stoffwechsels der Zelle verändert sich. Wie manche Organe, erleiden auch die Gewebe einen Functionswechsel und damit auch selbstverständlicher Weise eine veränderte Structur. Daher unterscheiden wir im Eigenleben der Gewebe ausser der Erhaltung des normalen Bestandes, ausser Atrophie und Hypertrophie, jetzt viertens noch die Gewebsmetamorphose oder die Metaplasie. Je nachdem diese in Folge von Bedingungen erfolgt, die für den Bestand des Organismus nützlich oder schädlich sind, lassen sich physiologische und pathologische Gewebsmetamorphosen unterscheiden.

### a. Die physiologischen Gewebsmetamorphosen.

Während der Entwicklung eines Organismus aus dem Ei bieten sich uns verschiedenartige interessante Gewebsmetamorphosen, namentlich in der Gruppe der Stützgewebe, dar, deren Studium für das Eigenleben der Gewebe ausserordentlich lehrreich ist. Gallert- und Bindegewebe, Knorpel und Knochen machen eine einzige Formenreihe aus, in welcher eine in die andere Form sich umwandeln kann.

Das Gallertgewebe ist die einfachste und ursprünglichste, zugleich aber auch die am wenigsten leistungsfähige Art der Stützsubstanz, welche sich in der Entwicklung aller Wirbelthiere zwischen den Keimblättern zuerst ausbildet. Es wird normaler Weise theils in faseriges Bindegewebe, theils in Knorpel auf weiteren Stadien des Entwicklungsprocesses umgewandelt. Im ersteren Fall produciren die Gallertzellen, welche in ihrem Stoffwechsel eine Zeit lang nur Mucin abgesondert haben, in Folge irgend eines Anreizes Collagen, das sich an der Oberfläche ihres Protoplasmakörpers in feinen, zu einem Bündel vereinten Fibrillen ablagert. So entsteht das foetale Bindegewebe, welches auf einem Gemisch ursprünglich ausgeschiedener, schleimiger Grundsubstanz und neu angebildeter, leimgebender Fasern zusammengesetzt ist. Dieses kann die eingeleitete Metamorphose noch weiter fortsetzen; wir erhalten das reife Bindegewebe, indem bei verändertem Stoffwechsel des Gewebes die schleimige Grundsubstanz aufgebraucht und nicht wieder ersetzt, dagegen immer mehr Collagen in der Form von Fasern angebildet wird.

Das faserige Bindegewebe selbst ist ein wahrer Proteus durch die zahlreichen und sehr verschiedenartigen Modificationen, welche es an verschiedenen Stellen des Körpers durch die auf es einwirkenden eigenartigen Bedingungen erfährt. Je nachdem es abscheerenden Kräften oder Zug in einer oder mehreren Richtungen ausgesetzt ist oder noch anderen Aufgaben zu dienen hat, gestaltet es sich hier zu lockerem und interstitiellem, dort zu reticulärem, dort zu straffem, geformtem Bindegewebe, zu Sehnen, Fascien, Aponeurosen, Bändern um.

Noch in andern Richtungen können die chemischen Processe in den Bindegewebszellen aus uns unbekannten Ursachen in andere Bahnen gelenkt werden und zu neuen Arten formativer Thätigkeit führen.

Elastin entsteht beim Stoffwechsel der Zelle und scheidet sich in einer für diese Substanz wieder charakteristischen Weise in feinen Fäserchen aus, die eine ausgesprochene Neigung haben, Seitenästchen zu treiben und sich dadurch unter einander zu Netzen zu vereinigen. Je nach der verschiedenen, durch äussere Bedingungen regulirten Mischung elastischer und leimgebender Fasern gehen wieder mannigfache neue Gewebsmetamorphosen hervor.

An manchen Orten im Körper gewinnen ferner die Bindegewebszellen stärkere Affinitäten, durch welche sie aus dem Säftestrom entweder Kalksalze oder Fette an sich ziehen. Indem die Kalksalze mit dem Collagen chemisch fest verbunden werden, wandelt sich faseriges Bindegewebe in Knochensubstanz um. Am unmittelbarsten lässt sich diese Metamorphose an den verknöchernden Sehnen der Vögel verfolgen. Die „Häutchenzellen" der Sehnenfasern nehmen eine den veränderten Bedingungen entsprechende neue Form

an. Wie die sternförmigen Gallertzellen mit der Entstehung der Bindegewebsfasern sich in Häutchenzellen umgewandelt haben, so wandeln sich jetzt wieder die Häutchenzellen mit der Entstehung der Knochengrundsubstanz in die ihr angepassten zackigen Knochenkörperchen um.

Indem an manchen Orten Bindegewebszellen Fett aus dem Säftestrom an sich ziehen und in ihrem Protoplasma in grösserem Maassstab abscheiden, wandelt sich lockeres Bindegewebe in Fettgewebe um, und dieses kann sich unter Umständen wieder zu Bindegewebe rückbilden, wenn das Fett durch Atrophie aus den Zellen schwindet.

Zu den schon aufgezählten zahlreichen Metamorphosen gesellt sich noch weiter der Faserknorpel hinzu. Er entsteht, wenn Zellen, die ursprünglich leimgebende Fasern ausgeschieden haben und als Bindegewebskörperchen zwischen ihnen erhalten geblieben sind, ihre formative Thätigkeit ändernd, Chondrin auf ihrer Oberfläche anbilden und, sich mit einer Knorpelkapsel umgebend, nunmehr als Knorpelkörperchen erscheinen, wie in der Achillessehne des Frosches.

Eine zweite Reihe von Metamorphosen führt vom Gallertgewebe durch das Knorpel- zum Knochengewebe hindurch. Indem in die schleimige Grundsubstanz das consistentere Chondrin abgelagert wird, entsteht als Mischproduct der Vorknorpel, der wieder verschiedenartiger Umwandlungen fähig ist. Wie zwischen den leimgebenden Bindegewebsfasern, so können hier in der Knorpelgrundsubstanz elastische Fasern ausgeschieden werden, oder es können die Knorpelkörperchen, sich mit Fett stark anfüllend, gleichzeitig zu Fettzellen werden.

Am vollständigsten aber ändert das Knorpelgewebe seinen histologischen Charakter durch den Process der Verknöcherung. In Folge uns unbekannter Reize treten die Knorpelkörperchen in Wucherung ein und resorbiren einen Theil der Grundsubstanz. Unregelmässige Markhöhlen entwickeln sich, welche zum Theil von den durch Wucherung vermehrten Knorpelkörperchen, theils von hineinwachsenden Blutgefässschlingen ausgefüllt werden. Von den Markzellen, und zwar wohl hauptsächlich, wenn nicht ausschliesslich von den ehemaligen, aus ihren Knorpelkapseln frei gewordenen Elementen wird auf die stehen gebliebenen Chondrinreste, auf die Richtungsbalken der Verknöcherung, Knochengrundsubstanz ausgeschieden.

So sind durch eine Reihe auf einander folgender Metamorphosen Chondrin bildende Knorpelkörperchen zu Chondrin resorbirenden Markzellen, diese zu Ossein ausscheidenden Osteoblasten und diese schliesslich zu sternförmigen Knochenkörperchen geworden.

Aber auch hiermit ist die Reihe der Metamorphosen noch nicht abgeschlossen; denn auch die Knochensubstanz kann wieder resorbirt, Knochenkörperchen können dabei zu Osteoklasten werden etc. An Stelle der aufgelösten Knochensubstanz tritt Markgewebe, und dieses kann wieder in ein und demselben Knochen in verschiedenen Zeiten seiner Existenz ein verschiedenes sein, ein rothes, ein gelbes oder ein gallertiges. Wie Virchow hierüber in einem Vortrag über Metaplasie bemerkt, „kann kein Zweifel bestehen, dass die drei Formen verschiedene Zustände desselben Marks darstellen, dass also das Mark ein Wechselgewebe ist. Somit bietet es uns ein ausgezeichnetes Beispiel der Metaplasie“.

Unter den Begriff der Metaplasie lassen sich endlich auch die oft tief greifenden Umwandlungen einreihen, welche die Knochen sowohl während ihrer Entwicklung, als auch später bei jeder Veränderung der statischen Verhältnisse erleiden, wie es nach den schon früher besprochenen Untersuchungen von Roux und Julius Wolff (Seite 109) der Fall ist. Wenn sich die Structur der Spongiosa in Folge einer veränderten Richtung der Zug- und Druckcurven umbildet, so müssen ältere Knochenbälkchen, soweit sie nicht mehr mechanisch in Anspruch genommen sind, entweder verdünnt oder selbst ganz aufgelöst, und ihr Raum muss durch rothes Knochenmark ausgefüllt werden, während sich neue Bälkchen in anderen Richtungen anlegen oder alte in entsprechender Weise verstärkt werden.

Neben den Bindesubstanzen, welche allerdings die zahlreichsten und lehrreichsten Beispiele für Metaplasieen liefern, sind auch die übrigen Gewebe als Zeugen in der uns beschäftigenden Frage heranzuziehen.

Platte Epithelzellen können durch veränderte Bedingungen veranlasst werden, sich in kubische oder cylindrische Elemente umwandeln, wie umgekehrt Cylinderzellen sich auch abplatten können. In dem früher schon erwähnten Fall der Linsenregeneration (Seite 185) wachsen Pigmentzellen des Irisrandes, welche vom Epithel des secundären Augenbechers, also von der Wand des ersten embryonalen Hirnbläschens abstammen, zu langen Linsenfasern aus. Indifferente Epithelzellen können sich ferner in diese oder jene Art von Sinneszellen differenziren, wie die Erscheinungen der Regeneration lehren, und umgekehrt können Sinneszellen, wieder ihren specifischen Charakter verlierend, zum Beispiel beim Abtrennen von ihren Sinnesnerven, zu indifferenten Epithelzellen werden (siehe das Beispiel der Degeneration der Geschmacksknospen Seite 199).

Selbst den Charakter eines Bindegewebes können Epithelzellen durch Metamorphose annehmen, wobei an die Umwandlungen im Schmelzorgan der Säugethiere erinnert sei. Ursprünglich polygonale Epithelzellen scheiden eine gallertige Grundsubstanz aus und wandeln sich selbst in sternförmige Zellen mit langen, unter einander anastomosirenden Ausläufern um. So entsteht die Schmelzpulpa, welche sich in nichts von einem Gallertgewebe unterscheiden lässt.

Ueberhaupt ist ja das Epithelgewebe, wie uns die Entwicklungsgeschichte auf das Deutlichste lehrt, das Muttergewebe, aus welchem sich die übrigen Gewebsformen direct oder indirect herleiten. Aus den primären Keimblättern, welche nichts Anderes als embryonale Epithellagen sind, entsteht das Gallertgewebe, wie sich besonders klar bei Ctenophoren und Echinodermenlarven verfolgen lässt; aus ihnen leitet sich das Muskelgewebe her, nicht minder das Nervengewebe. In dieser Hinsicht bilden die Coelenteraten einen hochinteressanten Thierstamm, indem bei ihnen zum Theil Muskel- und Ganglienzellen noch in der äusseren und inneren Epithelschicht des Körpers, in dem Ektoderm und Entoderm, gelagert sind und daher auch als Epithelmuskelzellen und Epithelnervenzellen bezeichnet worden sind. Auch lässt sich hier in so schöner und lehrreicher Weise verfolgen, wie die Epithelmuskelzellen sich aus dem Verbande mit dem Epithel allmählich ablösen und zu einem selbständigen, in das Mesenchym eingeschlossenen Muskelgewebe werden.

### b. Die pathologische Gewebsmetamorphose.

Metaplasieen spielen auch bei krankhaften Processen im Körper eine grosse Rolle. Alle Lehrbücher der allgemeinen Pathologie beschäftigen sich daher sehr eingehend mit ihnen. Nach starken Aderlässen verliert das gelbe Knochenmark seinen Fettgehalt und gewinnt das Aussehen von Schleimgewebe.

„Bei Arthritis fungosa (Fig. 77) verflüssigt sich die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels zu einer mucinhaltigen Gallerte; es wandeln sich die dadurch frei werdenden Knorpelzellen in sternförmige, unter einander anastomosirende Zellen um, so dass ein Gewebe entsteht, das in seinem Bau dem Schleimgewebe oder dem Stützgewebe des Knochenmarks entspricht."

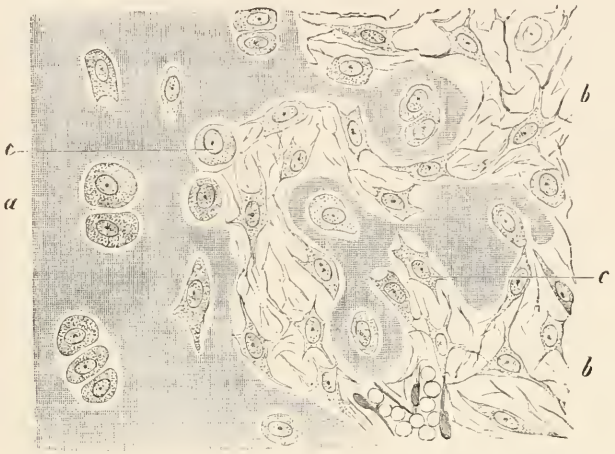



**Fig. 77. Metaplasie des Knorpels in reticulirtes Gewebe bei Arthritis fungosa.** Vergr. 400fach. Nach Ziegler.

*a* Hyaliner Knorpel. *b* Aus verzweigten Zellen bestehendes Gewebe. *c* Durch Auflösung der Knorpelgrundsubstanz frei gewordene Knorpelzellen in Schleimgewebszellen übergehend.

Bei intensiven Ernährungsstörungen werden manche Organe und Gewebe von der amyloiden Entartung befallen; es entsteht eine eigenthümlich wachsartig glänzende Substanz, ein modificirter, durch charakteristische Reactionen ausgezeichneter Eiweisskörper, der an Stelle der normalen Intercellularsubstanzen zur Ablagerung kommt. Denn „die amyloide, degenerative Metaplasie ist eine lediglich auf die Bindesubstanzen beschränkte Erkrankung. Sie beginnt entweder in der Wand und der scheidenartigen Umhüllung der Capillaren oder in den glashellen Säumen verdichteter Bindesubstanz, womit das Stroma sich gegen die eingeschlossenen, specifischen Parenchymtheile abgrenzt; und nicht die Muskelfasern selbst sind es, die amyloid degeneriren, sondern das sogenannte Perimysium internum und die Kittsubstanz zwischen ihnen, ebenso in der Leber nicht die Zellen, sondern das Stroma, und in der Milz und den Lymphdrüsen nicht die Pulpa und Lymphzellen, sondern die Gerüstbälkchen."

Bei der Addison'schen Krankheit füllen sich die Zellen des Rete Malpighii mit Pigment, so dass die Haut eine eigenthümliche Broncefärbung (Bronzeskin) gewinnt.

Sehr häufig sind abnorme Kalkablagerungen in den Arterienwänden älterer Individuen und in vielen Knorpeln. Rippenknorpel zeigen im Alter die bekannte faserige oder asbestartige Zerklüftung der Intercellularsubstanz.

In ähnlicher Weise treten bei pathologischen Processen noch vielfach Veränderungen im Stoffwechsel ein, welche mit Bildung oder Ansammlung abnormer Stoffe und mit ihrer Abscheidung im Protoplasma der Zellen oder in der Zwischensubstanz verbunden sind. Hier werden allerdings meist die Gewebe in schädlicher Richtung verändert, so dass alle diese Metaplasieen den Charakter der Degeneration an sich tragen.

### B. Zweite Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äussert sich ausser in der Beschaffenheit der Protoplasmaproducte auch in der Beschaffenheit von Protoplasma und Kern.

Bei Untersuchung der Frage, an welchen Stellen des Körpers im ausgebildeten Zustand Kerntheilungsfiguren vorkommen, fällt es auf, dass solche in Zellen, die mit einer specifischen Function betraut sind, solange sie normal fungiren, fast stets vermisst werden. Nach den umfassenden, mit den zuverlässigen Mitteln der modernen Färbungsmethoden ausgeführten Untersuchungen von Bizzozero finden in den secernirenden Zellen der verschiedensten Drüsen keine Kerntheilungen statt. Noch weniger ist dies bei Ganglienzellen der Fall. Ebenso werden die Eizellen, wenn sie in das Stadium treten, in welchem sie Reservestoffe aufzuspeichern beginnen, absolut unfähig zur Theilung. Sie wachsen oft zu einer gewaltigen Grösse heran, vermehren sich aber nicht mehr. Auch nimmt der Kern als Keimbläschen eine Beschaffenheit an, welche ihn ebenfalls als wenig geeignet zur Theilung erscheinen lässt.

Dass im Leben der Eizelle Zeiten sehr lebhafter Vermehrung und Zeiten von Theilungsunfähigkeit abwechseln, lässt sich in eclatanter Weise besonders bei Untersuchung der Eiröhren von Nematoden feststellen. In ihnen sind drei verschiedene Abschnitte, als Keimzone, Wachsthumszone und Reifezone, zu unterscheiden. In der Keimzone findet man die Ureier in ausserordentlich lebhafter Vermehrung. In der Wachsthumszone dagegen ist ihre Vermehrungsfähigkeit vollkommen erloschen; keine einzige Mitose ist mehr aufzufinden, dagegen beginnen jetzt die Zellen durch Aufspeicherung von Dottermaterial zu wachsen. Erst mit Abschluss des Wachsthums kehrt die Fähigkeit zur Kernsegmentirung in der Reifezone wieder, indem das Keimbläschen aufgelöst, aus einem Theil seines Inhalts die Richtungsspindel und darauf der erste Richtungskörper gebildet wird.

Angesichts derartiger Beobachtungen lässt sich die Frage aufwerfen, durch welche Ursachen werden Zellen oft während langer Zeiträume in einen Zustand der Theilungsunfähigkeit versetzt?

Die Antwort scheint mir nahe zu liegen, wenn wir beachten, dass Theilungsunfähigkeit besonders bei solchen Zellen beobachtet wird, welche in energischer Weise eine bestimmte, specifische Function ausüben, sei es, dass sie als Drüsenzellen Secret abscheiden, oder als Ganglienzellen vom Nervenstrom erregt werden, oder als Eizellen

Nahrungsmaterial für die Zukunft aufspeichern etc. Wie mir scheint, wird hier alles in die Zelle aufgenommene Nährmaterial einseitig nur für die Zwecke derjenigen Function verwandt, auf welcher die Eigenart der betreffenden Zelle beruht, während das Wachsthum des Idioplasmas dabei zurückgedrängt wird. Mit der Arbeitstheilung ist daher besonders für die Zellen, welche eine intensive Arbeit leisten, dabei einem leichteren Zerfall ausgesetzte Plasmaproducte bilden und einen specifischen Stoffwechsel unterhalten, eine Abnahme ihrer Vermehrungsfähigkeit verbunden; die mehr indifferent gebliebenen Zellen des Körpers dagegen bewahren ihre Theilfähigkeit mehr oder minder.

Nach dem Mitgetheilten stehen offenbar formative und reproductive Processe in einer gewissen Abhängigkeit von einander.

Auch bei den oben als Atrophie und Hypertrophie beschriebenen Zuständen lassen sich Beziehungen zwischen formativer und reproductiver Thätigkeit feststellen. In leichteren Graden der Atrophie und der Hypertrophie, welche man dann als einfache bezeichnet, bleiben die Veränderungen auf die Protoplasmaproducte allein beschränkt. Bei allen Ursachen indessen, welche in intensiverer Weise in den normalen Verlauf des Stoffwechsels der Zelle eingreifen, bei nutritiver Reizung der Zelle, wie sich Virchow ausdrückt, werden ausser den Plasmaproducten auch die bildenden Substanzen der Zelle selbst, Protoplasma und Kern, in Mitleidenschaft gezogen. Mehr oder minder lebhafte Vermehrungsprocesse beginnen alsdann in Folge der veränderten Existenzbedingungen in einem Gewebe aufzutreten, sowohl bei höheren Graden von Atrophie als von Hypertrophie. Im ersteren Fall redet man von einer Wucheratrophie, im anderen Fall von einer Hyperplasie (Virchow).

### 4. Wucheratrophie.

Atrophie verbunden mit Vermehrung der Kerne beobachtete Flemming beim Fettgewebe. Bei langsam eintretendem, aber über längere Zeit sich ausdehnendem Fettschwund in Folge ungenügender Ernährung fand er in vielen Fettläppchen den grössten Theil der Zellen, deren Fettgehalt stark herabgesetzt war, mit zwei, drei oder vier Kernen versehen, welche in der den Fetttropfen einschliessenden Protoplasmahülle vertheilt waren. Bei starker Nahrungsentziehung und acuten Krankheitsattaquen tritt nach den Untersuchungen von Flemming — bei Thieren schon nach wenigen Tagen — eine hochgradige Wucherung der Kerne zugleich mit dem Schwund und Zerfall des Fetttropfens auf; um die einzelnen Kerne sammelt sich das gleichfalls vermehrte Protoplasma an und grenzt sich ab, so dass es aussieht, als ob innerhalb der mit Serum und Fettkügelchen erfüllten Membran der Fettzelle sich eingedrungene Lymphkörperchen befänden.

In ähnlicher Weise treten Kernwucherungen in der degenerirenden Muskel- und Nervenfaser auf, dort sind es die Kerne der Muskelkörperchen, hier der Schwann'schen Scheide. Beim Muskelprimitivbündel entstehen so auf vorgeschrittenen Stadien der Degeneration innerhalb des unveränderten Sarcolemmschlauches kernhaltige Proto-

plasmamassen, welche mehr oder minder von einander isolirt sind; wenn die contractile Muskelsubstanz die Querstreifung verloren hat und in einzelne Schollen zerfallen ist, nehmen sie letztere zum Theil in sich auf und beschleunigen ihren weiteren Zerfall und ihre Resorption. In ähnlicher Weise treten Zellen, die durch Wucherung der Kerne der Schwann'schen Scheide und des sie einhüllenden Protoplasmas entstanden sind, in den mit den Zerfallsproducten des Achsencylinders und der Myelinscheide erfüllten Neurilemmschläuchen auf und vermitteln ihre Resorption.

Ebenso wurden Kernwucherungen bei der Atrophie der Geschmacksknospen beobachtet.

Hieraus lässt sich der allgemeine Schluss ziehen: Während bei höheren Graden der Atrophie die specifischen Structuren, auf denen die Eigenart der einzelnen Gewebe beruht, zu Grunde gehen, bleiben die Zellen selbst nicht nur als solche erhalten, sondern ihre Kerne werden sogar durch den Zerfallsprocess der Protoplasmaproducte und durch den veränderten Stoffwechselprocess noch zu Wachsthum und zu wiederholter Theilung angeregt.

### 5. Hyperplasie.

Wie bei der Atrophie ist auch bei der Hypertrophie die Veränderung an den Plasmaproducten in gewissen Fällen mit einer Vermehrung der Kerne verbunden. Man bezeichnet sie dann als eine Hyperplasie. Sie scheint besonders in den Fällen zu Stande zu kommen, in denen die Inanspruchnahme der hypertrophirenden Organe, wie einzelner Drüsen und Muskeln, eine übermässig grosse ist.

Bei Exstirpation der einen Niere oder eines grossen Theils der Leber, der Schilddrüse, der Speicheldrüse werden in dem zurückgebliebenen Theil ausser der nachweisbaren Vergrösserung der Drüsenzellen selbst auch Kerntheilungsfiguren und Wucherungen einzelner Elemente eine Zeit lang wahrgenommen.

Bei häufig und stark in Anspruch genommenen Muskeln treten in einzelnen Primitivbündeln die Muskelkörperchen gleichfalls in Vermehrung ein. So entstehen vergrösserte, besonders kernreiche Fasern, welche wahrscheinlich zu einer Vermehrung der Fasern auf dem Wege der Längsspaltung führen, zu einer Hyperplasie des Muskelgewebes.

Die Vermehrung der Zellen ist hier durch andere Reize als bei den Processen der Atrophie herbeigeführt und bleibt im Verhältniss zu ihnen auch auf einen viel geringeren Grad beschränkt.

### 6. Degeneration und Tod der Zelle (Necrose).

Auch wenn ein vielzelliger Organismus selbst noch in voller Lebensthätigkeit steht und von der Zeit weit entfernt ist, wo er dem Untergang verfallen ist, können doch gleichwohl einzelne seiner Zellen allmählich oder plötzlich in Folge localer Störungen und ungünstiger Lebensbedingungen absterben. Die eingetretene Degeneration kann man gewöhnlich an einigen charakteristischen Veränderungen sowohl des Protoplasmas als des Kerns erkennen.

Das Protoplasma der Zellen wird trüber. Es treten in ihm kleinere und grössere Körnchen auf, die wie Fett glänzen und sich auch wie dieses durch Osmiumsäure schwärzen.

Auf experimentellem Wege haben mein Bruder und ich solche Veränderungen häufig an Eizellen, die befruchtet waren und sich furchten, dadurch hervorgerufen, dass wir sie kürzere Zeit der Einwirkung dünner Lösungen von Chloralhydrat, Morphium, Chinin etc. aussetzten. Wenn der Grad der Einwirkung so war, dass sich die Eier, wenn auch in etwas verlangsamter und gestörter Weise, noch weiter entwickeln konnten, so wurde nach 12 oder 24 Stunden doch immer ein verändertes Aussehen des Dotters durch Auftreten fettglänzender Körnchen beobachtet. Die Körnchen nahmen noch einige Zeit an Grösse zu, vielleicht indem sie unter einander verschmolzen. Oefters wurde auch bemerkt, dass, wenn die Körnchen in grösserer Menge vorhanden waren, sie vom übrigen Protoplasma ausgestossen wurden.

Der Process der Degeneration hat nach einiger Zeit auch eine veränderte Structur des Kerns zur Folge. Namentlich das Nuclein erfährt eigenthümliche Veränderungen, welchen Flemming den Namen der Chromatolyse gegeben hat.

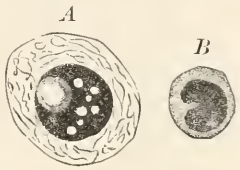



**Fig. 78. Chromatolyse von Zellkernen.**

*A* Samenzelle mit entartetem Kern aus dem Hoden von Salamandra maculata. Nach Flemming.

*B* Zwischenkörperchen (corps résiduel) aus dem Hoden oder Eierstock von Ascaris megalocephola. Nach Hertwig.

Geeignete Organe zu ihrer Untersuchung sind namentlich die männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen. Neben Elementen, die hier in lebhafter Neubildung und raschem Wachsthum begriffen sind, findet man häufig entweder Eifollikel (Follikelatresie) oder Samenbildungszellen aus unbekannten Ursachen in Degeneration begriffen, wie Flemming und Hermann bei Säugethieren und Amphibien, ich an den Ei- und Samenröhren von Ascaris nachgewiesen haben. An den Kernen geht das Gerüst zu Grunde. „Das Chromatin erscheint," wie Flemming bemerkt, „diffus im Kern vertheilt und verdeckt jede Structur desselben; dieser tingirbare Klumpen (Fig. 78) ist mehr oder weniger von Vacuolen durchsetzt, unter denen eine besonders gross und an die Peripherie gelagert zu sein pflegt. Andere solcher Kerne finden sich, an denen eine solche randständige Vacuole stark vergrössert ist, kleinere daneben nicht vorhanden sind, wobei oft einzelne kleine chromatische Brocken am freien Rande der Vacuole liegen. In noch anderen ist der Chromatinklumpen verkleinert und besonders stark färbbar; wieder andere zeigen gar nichts mehr von der Vacuole, nur einen grossen chromatischen Klumpen und viele sehr kleine solcher im Zellenleib verstreut. Die Zelle ist in solchem Falle verkleinert. Endlich findet man auch vielfach kleine Zellkörper, die nur verstreute chromatische Körnchen und gar keinen grösseren Kernrest enthalten."

Derartig verkümmerte Zellen mit ganz desorganisirten Kernen sind in Fig. 78 abgebildet. *A* ist eine Samenzelle aus einem Hodenfollikel von Salamandra, *B* eine Keimzelle von Ascaris, wie sie sowohl im Hoden als im Eierstock vorgefunden wird und in der Literatur unter dem Namen corps résiduel oder Zwischenkörperchen bekannt ist.

Wasielewski hat durch Injection von Terpentin in den Hoden von Säugethieren die Kerne von Keimzellen in einen entsprechenden Zustand der chromatolytischen Degeneration auf experimentellem Wege versetzen können.

## Literatur zu Capitel XIII.


1) **Arnold.** *Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressive und regressive Metamorphose. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXX. 1887.*
2) **Cohnheim.** *Vorlesungen über allgemeine Pathologie. Bd. I u. II. 2. Aufl. 1882.*
3) **Ebe th.** *Die Sarkolyse. Nach gemeinsam mit Herrn Dr. Noetzel etc. Festschrift der Facultät z. 200jähr. Jubelfeier der Universität Halle. Berlin. Hirschwald 1894.*
4) **Flemming.** *Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Archiv f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1885.*
5) *Derselbe. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIX. 1887.*
6) *Derselbe. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Bindegewebes. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XII.*
7) **Hermann.** *Ueber regressive Metamorphosen des Zellenkernes. Anatom. Anz. Bd. III. 1888.*
8) **Oscar Hertwig** *u.* **Richard Hertwig.** *Ueber den Befruchtungs- u. Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.*
9) **Oscar Hertwig.** *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVI.*
10) **Lukjanow.** *Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zellen. 1891.*
11) **Semi Meyer.** *Durchschneidungsversuche am Nervus glossopharyngeus. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLVIII. 1897.*
12) **Noetzel.** *Die Rückbildung der Gewebe im Schwanze der Froschlarve. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLV. 1895.*
13) **Pfitzner.** *Zur pathologischen Anatomie des Zellkernes. Virchow's Archiv Bd. CIII. 1886.*
14) **Pflüger.** *Teleologische Mechanik. Bonn.*
15) **Ruge.** *Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XV.*
16) **S. Schwendener.** *Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse. Sitzungsber. d. kgl. preuss. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. 1884.*
17) **Virchow.** *Reizung und Reizbarkeit. Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. XIV. 1858.*
18) *Derselbe. Virchow's Archiv Bd. VIII. 1855.*
19) *Derselbe. Die Cellularpathologie. 3. Aufl. 1862.*
20) *Derselbe. Ueber Metaplasie. Vortrag auf etc. Virchow's Archiv Bd. XCVII. 1884.*
21) **Wasielewski.** *Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLI.*
22) **Ziegler.** *Lehrbuch der allgemeinen und speciellen pathologischen Anatomie. Jena.*

## VIERZEHNTES CAPITEL.

# Die Specificität der Zellen.

Unter den Histologen herrscht ein weit verbreitetes Dogma, das man als „die Specificität der Zellen“ bezeichnen kann. Obwohl ich meine entgegengesetzte Auffassung schon im sechsten und dreizehnten Capitel dargelegt habe, sei im Hinblick auf die Wichtigkeit des Gegenstandes das Thema auch noch in anderer Weise für sich erörtert.

Was das Dogma von der Specificität der Zellen zu bedeuten hat, darüber haben sich Bard, Pfitzner, Hansemann; Nussbaum in klarer Weise und, wie ich fast glaube, im Sinne der Mehrzahl der Histologen ausgesprochen.

Bard hat in einem besonderen unser Thema behandelnden Artikel den Satz aufgestellt: „Omnis cellula et cellula ejusdem generis.“ Der Zusatz „ejusdem generis“ soll hier sagen, dass es in einem Organismus generisch verschiedene Zellen, d. h. verschiedene Species von Zellen gibt. Der Begriff der Species, wie er sich durch Untersuchung des Pflanzen- und Thierreiches ausgebildet hat, oder der naturhistorischen Art, wie sie Nägeli genannt hat, wird auf das Verhältniss der Zellen im Organismus übertragen. Wie sich das Thierreich aus verschiedenen Species von Thieren, so setzt sich der Organismus aus verschiedenen Species von Zellen zusammen. Wie eine jede Thierart nur ihresgleichen zeugt, so soll auch eine specifische Zelle oder eine Zellenspecies nur wieder eine Zelle ejusdem generis hervorbringen können. Eine Metamorphose verschiedener Gewebe in einander oder eine Metaplasie wird daher in Abrede zu stellen oder in ihrer allgemeinen Bedeutung wenigstens abzuschwächen versucht.

Pfitzner bezeichnet es in einer kürzlich erschienenen Schrift als „ein ganz allgemein gültiges Gesetz, dass Differenzirungsproducte eo ipso auch Specificität erlangen“. Das Wort „Specificität“ aber definirt er gleich noch genauer in der Weise: „Wenn Wolf und Fuchs auch einen gemeinsamen Stammvater haben, so erzeugt doch seit der Trennung der Wolf nur Wölfe, niemals Füchse. Muskelzelle und Nervenzelle sind Theilungsabkömmlinge einer und derselben Zelle, aber seit sie sich differenzirt haben, sind sie specifische Zellen, gehen nicht mehr in einander über.“

Ueber die Specificität der Gewebe handelt in eingehender Weise auch Hansemann, wobei er auf Verschiedenheiten der Mitosen grossen Werth legt und die Hypothese Weismann's von der erbungleichen Theilung zu demonstriren sucht:

„Wenn sich das Schleimgewebe des Foetus in Fettgewebe verwandelt, das Schleimgewebe des Glaskörpers aber nicht, so ist das schon allein ein Zeichen, dass man es mit zwei verschiedenen Arten von Schleimgewebe zu thun hat. Dass Bindegewebe und Bindegewebe nicht überall dasselbe ist, geht eigentlich schon aus der gewöhnlichen Betrachtungsweise hervor, wenn man z. B. das Bindegewebe der Cutis mit dem des Ovariums vergleicht, und die Mitosen zeigen auch hier erhebliche Unterschiede. Ja, ich bin geneigt anzunehmen, dass das Bindegewebe jedes Organs ein specifisches ist, und zwar besonders auf Grund der Formen der Mitosen."

Nach unserer Meinung liegt hier eine Lehre vor, welche fundamentale Vorgänge der organischen Entwicklung in einem ganz falschen Lichte erscheinen lässt und um so gefährlicher ist, weil sie gewöhnlich als etwas Selbstverständliches behandelt und unbesehen als eine Art von Dogma angesehen wird.

Wir stellen ihr die These gegenüber: Der Process der Arbeitstheilung und Differenzirung, wie er sich zwischen den Zellen eines Organismus vollzieht, beruht auf anderen Grundlagen als der Process der Speciesbildung im Thier- und Pflanzenreich und ist vielmehr in seinem Wesen dem analogen Vorgang in der menschlichen Gesellschaft zu vergleichen.

Wenn eine Zelle eine bestimmte Aufgabe innerhalb eines Organismus übernimmt, so verliert sie nicht deswegen die übrigen Eigenschaften, welche sie nebst den übrigen Zellen von der Stammzelle des Organismus ererbt hat, ebensowenig wie ein Mensch, der als einseitig functionirendes Werkzeug in den gesellschaftlichen Organismus eingegliedert ist, etwa dadurch der allgemeinen Eigenschaften „menschlicher Art" verlustig wird. Die Zelle kann zwar ihrer besonderen Function gemäss Structuren bilden, wodurch sie äusserlich von den übrigen Zellen verschieden erscheint. Aber diese Verschiedenheit erstreckt sich nicht tiefer, als auf die mit der besondern Function zusammenhängende besondere Structur; sie lässt das sonstige Wesen der Zelle im Grossen und Ganzen unberührt, unberührt die Organisation des Idioplasmas, welches sie als Erbtheil von der Stammzelle erhalten hat.

Auch wirken ja innerhalb eines Organismus, wenn wir von den localisirten Bedingungen absehen, welche in den Zellen die Entwicklung einer besonderen Function hervorrufen, auf alle Zellen unzählige Bedingungen ein, welche den Organismus im Ganzen betreffen und die Einheit seiner Zellen fortwährend erhalten, nämlich alle äussern und innern Factoren, welche das Leben des Organismus bestimmen. Die auf ihrer Abstammung beruhende Artgleichheit der Zellen wird dadurch, dass sie zu Theilen einer höheren organischen Einheit verbunden werden, nicht zerstört, wie es die Lehre von Weismann und von der Specificität der Zellen will, sondern befestigt und erhalten.

An der Organisation einer Zelle haben wir zwei verschiedene Seiten zu unterscheiden: 1. eine Organisation, welche ihr kraft ihrer Abstammung von einer Mutterzelle zukommt, welche in der micellaren Structur des Idioplasma, der Erbsubstanz, ihren Ausdruck findet, und

deren Eigenthümlichkeit in der über unermessliche Zeiträume sich erstreckenden Kette des organischen Entwicklungsprocesses begründet und befestigt ist, und 2. eine Organisation, welche die Zelle durch vorübergehende Bedingungen, unter welche sie als Theil des Organismus geräth, zur Ausübung einer bestimmten Function erwirbt. Diese prägt sich in Structuren aus, welche durch den Lebensprocess der Zelle (besonders durch ihre formative Thätigkeit) jedes Mal neu geschaffen werden. Die erste Art von Organisation macht das Wesen der Zelle aus, ist für sie gewissermaassen ein Charakter indelebilis; im Vergleich zu ihm erscheint die durch eine besondere Arbeitsleistung erworbene Structur als etwas Nebensächliches und Unwesentliches.

Um uns der von Hansemann angeführten Beispiele in unserem Sinne zu bedienen, so sind die verschiedenen Modificationen des Bindegewebes nur der Ausdruck für die verschiedenen Bedingungen, unter denen sich das Bindegewebe an verschiedenen Stellen des Körpers befindet und entwickelt hat. Wenn also im Auge das Schleimgewebe des Glaskörpers sich nicht in Fettgewebe verwandelt, während es an anderen Orten geschieht, so hat dieser Unterschied seinen zureichenden Grund darin, dass es sich eben im Auge unter anderen Bedingungen als anderwärts befunden hat und befindet. Der Organismus der Zelle hat die allgemeine Eigenschaft, unter verschiedenen Bedingungen in verschiedener Weise zu reagiren und vermöge einer veränderten formativen Thätigkeit die mannigfachsten Bildungsproducte zu liefern.

Die Bedingungen aber können sich im Laufe der Entwicklung oder des Lebens einer Zelle verändern. In Folge dessen kann jede erworbene Structur, die in ihrem Bestand an eine Bedingung geknüpft ist, bei Veränderung derselben, wie wir es so oft sehen, von der Zelle selbst wieder vernichtet werden. (Siehe Seite 199.)

Eine Fettzelle kann ihr Fett wieder allmählich verlieren; Gallertgewebe kann durch Einlagerung von Bindegewebsfasern oder von Chondrin allmählich in faserige Bindesubstanz oder in Knorpel umgewandelt werden; Knorpel und Knochen-Grundsubstanz kann wieder vollständig resorbirt werden; quergestreifte Muskelsubstanz kann an Menge abnehmen oder auch ganz verschwinden; und so sind alle Bildungsproducte der Zellen, auf deren Anwesenheit ihre besondere Function beruht, dem Wandel unterworfen; sie unterliegen je nach den zur Zeit vorwaltenden Bedingungen der Atrophie und Hypertrophie, der Resorption und Degeneration, der Metaplasie.

Die sogenannten specifischen Charaktere eines Gewebes sind zugleich und allein auch die unbeständigen: dagegen brauchen die Zellen selbst bei diesem Wechsel nicht vernichtet zu werden, sondern können unter veränderten Bedingungen in ihren allgemeinen Eigenschaften bestehen bleiben. Eine Zelle kann sich histologisch differenziren, das heisst durch Ausbildung von specifischen Protoplasmaproducten secundäre Charaktere gewinnen, aber sie wird dadurch nicht zu einer neuen Species, einer neuen „Artzelle“ umgewandelt, sie verliert nicht ihre primäre Organisation, welche auf dem ererbten Bau ihres Idioplasmas beruht, und welche durch Theilung von Zelle zu Zelle übertragen wird und allen Zellen eines Organismus trotz ihrer histologischen Differenzirung gemeinsam ist.

Ein ähnliches Verhältniss zwischen erworbener, secundärer, unbeständiger Organisation einerseits und ererbter, primärer, beständiger Organisation anderer-

seits ist, wie bei den Zellen, auch sonst bei Lebewesen vielfältig zu beobachten: so bei einzelligen Organismen und bei polymorphen Thierstöcken.

Auch unter den Einzelligen gibt es viele, die, wie manche Infusorien, Gregarinen etc., uns unter verschiedenen, in einer regelmässigen Folge verbundenen Formen entgegentreten. Auch hier haben wir es, woran ja jetzt kein Forscher zweifelt, in den Verschiedenheiten mit Anpassungscharakteren zu thun, durch deren Wechsel der Artcharakter, der, auf einer beständigen Organisation beruhend, sich fort und fort in der gleichen Weise auf immer neue Generationen von Einzelligen vererbt, gar nicht berührt wird. Wie bei den Geweben bestehen auch die Einzelligen aus zwei, ihrer Bedeutung nach verschiedenen Substanzen, aus dem beständigen Idioplasma, das seine Organisation in unveränderter Weise von Generation zu Generation überträgt und das Wesen der Art ausmacht, und aus unbeständigen Substanzen, die im Leben der Art einem Wechsel unterworfen sind und unter verschiedenen Zuständen als Modificationen auftreten.

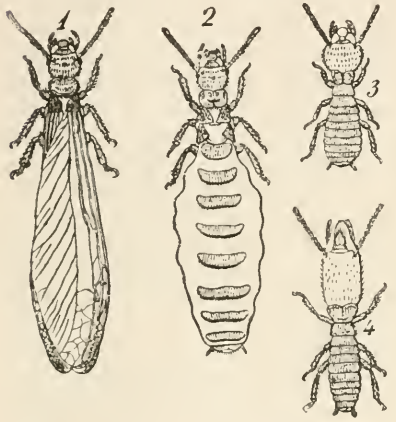



**Fig. 79. Termes lucifugus.** Nach Leunis-Ludwig.

*1* Geflügelt. Geschlechtsthier. *2* Weibchen nach Verlust der Flügel mit Resten derselben. *3* Arbeiter. *4* Soldat.

Wie ferner die Zellen im Organismus und einzelne Stadien im Lebenscyklus eines Einzelligen verschiedene Formen annehmen, so kann ein Polymorphismus sich auch unter den vielzelligen Individuen eines Thierstockes ausbilden.

Die Polypen- und Medusenformen, welche die älteren Systematiker wegen ihrer grösseren Verschiedenheit für mehrere Thierarten gehalten hatten, sind nur verschiedene Zustände im Leben ein und derselben Art, Formen, deren Verschiedenheiten durch Arbeitstheilung hervorgerufen sind, Formen, die sich in einander umwandeln können, und von denen die eine die andere erzeugen kann. Die polymorphen Individuen eines Siphonophorenstockes, Polypen, Taster, Schwimm- und Geschlechtsglocken, ebenso wie die Drohnen, Königinnen, Arbeiter eines Bienenstockes oder die verschiedenen Individuen der Termiten (Fig. 79), sind einander der Art nach gleich, aber in secundären Charakteren, die theils auf Anpassung an besondere Arbeitsleistungen, theils auf ungleiche Bedingungen während ihrer Entwicklung zurückzuführen sind, von einander oft erheblich verschieden.

Bei Siphonophoren, Bienen, Termiten haben wir ebenso wie bei den Geweben eine der Art eigenthümliche, in ihrem Idioplasma gegebene, beständige Organisation zu unterscheiden und eine secundäre Organisation, welche auf Anpassung an besondere Arbeitszwecke beruht.

Es ist wichtig, diese Unterscheidung sich in ihrer ganzen Tragweite klar zu machen, wenn man vom Wesen des Organismus sich eine richtige Vorstellung bilden will. Ihre Nichtberücksichtigung hat namentlich in der Medicin zu manchen Verirrungen Anlass gegeben. Weil die für bestimmte Arbeitszwecke gebildeten Producte der Gewebe bei verwandten Thieren einander ganz gleichartig aussehen, weil Muskelfasern, Nervenfasern, Knorpel, Knochen, Blut vom Mensch, vom Hund und Kaninchen unter Umständen für uns histologisch nicht zu unterscheiden sind, hat man den auf einem grossen Irrthum beruhenden Fehlschluss gemacht, dass sich gleiche Gewebe bei zwei Organismen auch durch einander ersetzen lassen müssten.

Unter solchem Dogma stehend, hat man geglaubt, dass etwas Hammelblut in menschlichen Adern zum Ersatz menschlichen Blutes würde dienen können, da es doch auch eine gute Ernährungsflüssigkeit sei, und Blutkügelchen vom Hammel den Sauerstoff so gut an sich ziehen und an die Gewebe wieder abgeben wie die menschlichen. Und so hat man die Transfusion als therapeutische Methode ausgebildet und einen groben Missgriff damit begangen. Denn wenn es auch richtig ist, dass die Arbeitsleistungen des Blutes bei verschiedenen Säugethieren dieselben sind und seine histologischen Eigenschaften sich zum Verwechseln gleichen, so hat man doch dabei übersehen, dass jedes Blut ein integrirender Bestandtheil eines Organismus und mit Eigenschaften ausgerüstet ist, die sich aus seiner Entstehung in einem bestimmten Organismus und aus seinem beständigen Verkehr mit allen übrigen Theilen des Organismus erklären. Daher vertragen sich zwei fremde Blutarten nicht mit einander und zersetzen sich gegenseitig. Anstatt als Heilmittel wirkt fremdes Blut vielmehr als ein in die Adern gebrachtes Gift.

Chirurgen haben Gewebstheile und Organstücke von einer Thierart auf eine andere zu transplantiren versucht, in der Meinung, dass Knochen zum Stützen, Haut zur Bedeckung von Oberflächen diene. Sie haben auch hierbei erfahren, dass zwischen gleich functionirenden Geweben zweier Thierarten doch auch Verschiedenheiten bestehen, welche den Erfolg einer Ueberpflanzung verhindern, weil sich „Fremdartiges“ oder Artungleiches nicht mit einander verbinden lässt.

So haben Fragen, welche auf den ersten Blick rein theoretischer Natur zu sein scheinen, doch auch schon ihre praktischen Consequenzen in der Medicin gezeitigt.

Indem ich mit aller Entschiedenheit die Lehre von „der Specificität der Zellen“ bestreite, trete ich nicht in Widerspruch zu den Erfahrungen, welche pathologische Anatomen und Histologen über die Vorgänge bei der Regeneration der Gewebe gesammelt haben. (Vergleiche hierzu auch meine Bemerkung in Zeit- und Streitfragen, Heft I S. 142.)

Um Missverständnissen gleich von vornherein vorzubeugen, sei dies mit allem Nachdruck hier noch hervorgehoben. Daraus, dass alle Zellen eines Organismus der Art nach gleich sind und Erbmasse enthalten, folgt noch lange nicht, dass nun auch an allen Orten und bei allen Thieren aus jeder Zelle alles Mögliche werden müsse. Wenn daher Jemand uns vorhalten wollte, dass noch Niemand die Umwandlung einer Ganglienzelle in eine Muskelfaser oder einer Bindegewebszelle in eine Epithelzelle beobachtet hat etc., so ist dies kein

Einwand, der unsere Theorie berührt, da sie dergleichen Behauptungen nicht aufstellt. Denn es hängt ja das, wozu eine Zelle wird, unter allen Umständen von verwickelten Bedingungen ab, welche nicht in jedem Moment und zu jeder Zeit im Handumdrehen herzustellen sind.

Hier kommen in Betracht nicht allein die Lagebeziehungen der Zellen im Organismus und die verschiedenartigen Einwirkungen, welchen sie in Folge dessen ausgesetzt sind, sondern auch die zahlreichen Zustände, welche eine Zelle in gesetzmässiger Folge im Entwicklungsprocess durchgemacht hat, und durch welche ihre Stellung im Organismus bestimmt und ihr das besondere Gepräge aufgedrückt worden ist.

Es befindet sich jede Zelle auch unter Nachwirkungen vorausgegangener Zustände. (Vergleiche hierüber auch Capitel XVI, 2.) Hieraus erklärt es sich, dass, wie die von uns nicht angezweifelten Erfahrungen lehren, Defecte im Epithel nur wieder vom Epithel aus ersetzt werden, und dass im Allgemeinen Bindegewebe nur Bindegewebe, Muskelgewebe nur Muskelgewebe, oder, allgemeiner gesagt: jedes Gewebe nur das ihm gleiche für gewöhnlich wieder regenerirt. Unter allen Umständen ist dieser Weg der nächstliegende und einfachste.

Was von uns bestritten wird, ist der Schluss, welchen viele Forscher aus solchen Erfahrungen ziehen, dass die Zellen der einzelnen Gewebe kraft ihrer ganzen Organisation überhaupt nicht mehr die Anlagen für andere Verrichtungen, als sie momentan ausüben, besässen, und sich daher überhaupt zu nichts Anderem, als was sie schon sind, entwickeln können.

Im Gegensatz hierzu behaupten wir, dass aus dem Nichteintreten einer Entwicklung man nicht ohne Weiteres auf das Fehlen einer entwicklungsfähigen Substanz schliessen darf. Enthalten nicht die jungen Ei- und Samenzellen im Eierstock und Hoden eines neugeborenen Säugethieres Keimsubstanz? Trotzdem hat noch Niemand aus den Keimen eines solchen Eierstockes vor der Zeit Organismen entstehen sehen. Wir sagen, sie sind unreif; das heisst nach unserer Theorie: die Bedingungen, unter denen sie sich zu entwickeln vermögen, sind noch nicht erfüllt. So müssen auch für ein Gewebe mancherlei Bedingungen erfüllt sein, ehe es sich in eine andere Form umwandeln kann.

Wenn Jemand vor zehn Jahren hätte behaupten wollen, dass die Epithelzellen des Irisrandes unter Umständen auch einmal zu Linsenfasern auswachsen könnten, er würde nirgends Glauben gefunden haben. Jetzt liegen die Thatsachen (siehe Seite 185) vor, welchen gegenüber jeder Zweifel verstummen muss.

Der Lehre von der Specificität der Zellen wird es ähnlich ergehen wie vor Zeiten dem in der Chemie herrschenden Dogma, dass es für den Chemiker unmöglich sei, organische Verbindungen, welche im lebenden Körper entstehen, in der Retorte künstlich herzustellen.

Das Dogma erhielt seinen ersten Stoss, als Wöhler die künstliche Synthese des Harnstoffes entdeckte; es ist dann bald durch die ganze weitere Entwicklung der organischen Chemie zu Grabe getragen worden.

So ist auch jetzt das Dogma von der Specificität der Zelle im Princip durch die Entdeckung der Linsenregeneration vom Irisepithel aus nachhaltig erschüttert worden, und es brauchen in Zukunft nur noch mehrere derartige Gewebsmetamorphosen auf experimentellem Wege, was wohl nicht ausbleiben wird, hervorgerufen zu werden, damit das Dogma auch von denjenigen verlassen wird, welche sich mehr von der Fülle der Thatsachen als von allgemein logischen Erwägungen wollen leiten lassen.

## Zusatz 1.

Es ist von historischem Interesse, hervorzuheben, dass schon zu einer Zeit, wo die Zellentheorie eben in ihren ersten Anfängen stand, Johannes Müller in sehr klarer Weise ähnliche Gedanken ausgesprochen hat, wie sie im Capitel XIV entwickelt worden sind. Der sehr bemerkenswerthe Passus in seinem Lehrbuch der Physiologie heisst:

„Wenn blosse Stücke einer Planaria, einer Hydra, und bei letzterer sehr kleine Stücke, die Kraft zur Bildung eines Individuums enthalten, so ruht diese Kraft offenbar in einer Masse von Theilchen, welche, solange sie mit dem Stamme verbunden waren, speciellen Functionen des ganzen Thieres dienten und seinen Willenseinfluss erfuhren. In diesen Stücken werden Muskelfasern, Nervenfasern etc. sein. Eine klare Vorstellung dieser Thatsache führt zu dem Schluss, dass ein Haufen thierischer Gewebe von verschiedenen physiologischen Eigenschaften von einer Kraft beseelt sein kann, welche von den specifischen Eigenschaften der einzelnen Gewebe ganz verschieden ist. Die Eigenschaften der Gewebe in einem abgeschnittenen Stück Hydra z. B. sind Zusammenziehungskraft der Muskelfasern, Wirkung der Nervenfasern auf die Muskelfasern etc. Diese Eigenschaften hängen von der Structur und dem Zustande der Materie in diesen Theilchen ab. Jene Grundkraft hingegen ist identisch mit der, welche den ganzen Polypen erzeugt hat, wovon das Stück abgeschnitten wurde.“

Johannes Müller wirft bei dieser Gelegenheit auch die von uns erörterte Frage auf: „Wie kommt es denn, dass gewisse Zellen der organischen Körper, den andern und der ersten Keimzelle gleich, doch nichts erzeugen können als ihres Gleichen, d. h. Zellen, aber keineswegs der Keim zu einem ganzen Organismus werden können? Wie die Hornzellen zwar neben sich durch Aneignung der Materie neue Hornzellen, die Knorpelzellen neue Knorpelzellen in sich bilden, aber keine Embryonen oder Knospen werden können?“

Johannes Müller antwortet auch auf diese Frage: „Es kann davon abhängen, dass diese Zellen, wenngleich die Kraft zur Bildung des Ganzen enthaltend, doch durch eine specielle Metamorphose ihrer Substanz in Horn und dergleichen eine solche Hemmung erfahren haben, dass sie sowohl bald ihre Keimkraft am Stammorganismus verlieren und, todt geworden, sich abschuppen, als auch, vom Stamm des Ganzen getrennt, nicht wieder Ganzes werden können.“

## Literatur zu Capitel XIV.

(Ausser schon in vorausgegangenen Capiteln citirten Schriften.)


1) **Bard.** *La spécificité cellulaire et l'histogénèse chez l'embryon. Archives de physiologie tome VII. sér. 3 p. 406. Paris 1886.*
2) **Hansemann.** *Studien über die Specificität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen. 1893.*
3) **Oscar Hertwig.** *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVI S. 86—100. 1890.*
4) *Derselbe. Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Praeformation oder Epigenese. Jena 1894.*
5) **v. Kupffer.** *Ueber Energiden und paraplastische Bildungen. Rectoratsrede. München 1896.*
6) **Johannes Müller.** *Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. II. VII. Buch von der Zeugung. Seite 591—598.*
7) **Nussbaum.** *Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. LXI. 1893.*
8) *Derselbe. Die mit der Entwicklung fortschreitende Differenzirung der Zellen. Sitzungsberichte d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1894.*
9) **Wilh. Pfitzner.** *Das Epithel der Conjunctiva. Eine histologische Studie. Zeitschrift f. Biologie Bd. XXXIV. 1897.*
10) **Remak.** *Ueber die Entwicklung der Wirbelthiere.*

## FÜNFZEHNTES CAPITEL.

## Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und thierischer Form durch die Theorie der Biogenesis.

Bei der Erklärung der Form, welche der einzelne Organismus während der Entwicklung allmählich annimmt, kommen drei Gruppen von Factoren in Betracht:

1. die mit zahlreichen specifischen Eigenschaften ausgestattete organisirte Substanz der Keimzelle;
2. die nicht minder zahlreichen Factoren der Aussenwelt, unter deren Einwirkung die Entwicklung der so ausserordentlich reizempfindlichen Substanz vor sich geht;
3. die Correlationen, welche sich zwischen den einzelnen Theilen des wachsenden Zellenaggregates auf jeder Stufe der Entwicklung in immer grösserer Zahl und Mannigfaltigkeit nothwendiger Weise ausbilden.

Bei consequenter Prüfung der drei Gruppen von Factoren wird uns selbst der grosse Gegensatz einigermaassen begreiflich, der zwischen pflanzlicher und thierischer Form besteht. Er lässt sich zu einem grossen Theil wenigstens auf eine Grundursache, welche die ganze Gestaltbildung bei der Entwicklung bis in ihr Innerstes beeinflusst, zurückführen, nämlich auf die Verschiedenheit des pflanzlichen und thierischen Stoffwechsels und der pflanzlichen und thierischen Nahrungsaufnahme.

### I. Die Formbildung bei den Pflanzen.

Die Pflanzenzelle erzeugt vermittelst des ihr eigenthümlichen Chlorophyllapparates organische Substanz aus Kohlensäure, die sie aus der Luft bezieht, sowie aus Wasser und leicht diffundirenden Salzlösungen, die sie dem Meere oder dem Boden entnimmt; sie gebraucht zu ihrer chemischen Arbeit die lebendige Energie des Sonnenlichtes. Hiermit sind die Hauptbedingungen gegeben, durch welche Beschaffenheit und Anordnung der Elementartheile in einer vielzelligen Pflanze bestimmt werden.

Die Pflanzenzellen können sich in Folge dessen zum Schutze des weichen Protoplasmakörpers mit einer dicken und festen Membran umhüllen, weil sie für den Durchtritt von Gasen und leicht diffundirenden

Salzen kein Hinderniss bietet; sie gewinnen dadurch eine grössere Selbständigkeit und Abgeschlossenheit gegen einander und werden für eine grosse Anzahl von Differenzirungen ungeeignet, wie für Bildung von Muskel- und Nervenfibrillen, welche thierische Zellen erzeugen, weil sie wegen ihrer mehr oder minder nackten Oberfläche theils reizempfindlicher sind, theils auch unter einander sich inniger verbinden, zuweilen auch vollkommen verschmelzen können.

Der Natur ihres Stoffwechsels entsprechend müssen sich ferner Pflanzenzellen bei ihrer Vermehrung zu umfangreicheren Aggregaten so anordnen, dass sie mit den umgebenden Medien, aus denen sie Stoff und Kraft beziehen, mit Erde und Wasser, mit Luft und Licht, in möglichst ausgedehnte Beziehung treten. Sie müssen nach aussen eine grosse Oberfläche entwickeln. Dies geschieht, indem sie sich zu Fäden, die sich vielfach verzweigen, oder in der Fläche zu blattartigen Organen anordnen.

Um aus dem Boden Wasser und Salze aufzusaugen, verbinden sich die Zellen zu einem vielverzweigten Wurzelwerk, welches nach allen Richtungen hin die Erde mit feinen Fädchen durchsetzt.

Um Kohlensäure der Luft zu entziehen und die Einwirkung der Sonnenstrahlen zu erfahren, breitet sich in entsprechender Weise der oberirdische Pflanzentheil in einem reichen Zweigwerk dem Lichte entgegen aus und entfaltet sich zu blattartigen Organen, die ihrer Structur gemäss mit dem Assimilationsprocess betraut sind. Es wird daher die ganze Formbildung der Pflanzen auf Grund der oben hervorgehobenen wirksamen Factoren eine nach aussen gerichtete und äusserlich sichtbare.

Einen entsprechenden Gedankengang finden wir schon von Julius Sachs in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie in etwas anderer Weise durchgeführt, wie sich besonders aus folgenden Sätzen ersehen lässt.

„Zwischen den Eigenschaften des Chlorophylls und der gesammten äusseren und inneren Organisation der Pflanzen bestehen Beziehungen in der Art, dass man ohne Uebertreibung behaupten kann, die gesammten Gestaltungsverhältnisse im Pflanzenreich, besonders das ganz andere Aussehen der Pflanzen im Vergleich zu dem der Thiere beruhe auf den Eigenschaften und den Wirkungen des Chlorophylls."

„Die Erfahrung lehrt, dass schon eine sehr dünne Schicht von chlorophyllhaltigem Gewebe alle diejenigen Lichtstrahlen vollständig ausnutzt, welche die Assimilation bewirken. Eine dicke Schicht chlorophyllhaltigen Gewebes hat daher gar keinen Zweck, ja sie wäre eine Stoffverschwendung in der Pflanze. Dementsprechend finden wir nun, dass überall im Pflanzenreich nur sehr dünne Schichten von grünem Assimilationsgewebe zur Verwendung kommen, Schichten von ein oder einigen Zehnteln Millimeter Dicke. Dagegen ist es für eine kräftige, ausgiebige Assimilation oder Erzeugung wachsthumsfähiger Substanz von grösstem Gewicht, dass die dünnen, grünen Gewebsschichten möglichst ausgedehnte Flächen darstellen, wenn es überhaupt zur Bildung einer kräftig wachsenden Pflanze kommen soll."

„In diesen Erwägungen," fährt Sachs fort, „liegt der Grund, dass es bei fortschreitender Vervollkommnung der Pflanzenorganisation aus ihren ersten Anfängen vor Allem darauf ankommen musste, Organe herzustellen, welche bei sehr geringer Dicke eine möglichst grosse Fläche chlorophyllhaltigen Gewebes besitzen. Bei niederen Algen wird

dies dadurch erreicht, dass sie die Form haardünner, langer Fäden oder aber sehr dünner, flacher Lamellen annehmen, so dass in beiden Fällen das Körpervolumen im Verhältniss zu seiner Fläche ein sehr geringes bleibt."

„Allein viel vollkommener wird der genannte Zweck erreicht, wenn sich die Sprosse in Blätter und Achsentheile differenziren, was schon häufig genug bei Algen, ganz allgemein bei den Laubmoosen und Gefässpflanzen einzutreten pflegt. Dadurch wird es dem Sprosssystem möglich, eine grosse Zahl chlorophyllhaltiger, dünner Lamellen in zweckmässiger Entfernung von einander dem Licht, als dem Ernährungsprocess, darzubieten, und nur bei einer derartigen Differenzirung in einen Träger (Sprossachse) und aus ihm hervortretende, chlorophyllhaltige Lamellen (Blätter) schwingt sich die Vegetation überhaupt erst zu ihren höheren Organisationsstufen und ganz besonders auch zu mächtigen, das trockene Land bewohnenden Formen empor, wie sie uns in den grossen Farnen, Palmen, Coniferen, Laubhölzern und dicotylen Stauden bekannt sind. Wie sonst könnte das Problem gelöst werden, eine kaum 0.2—0.3 mm dicke Schicht von Assimilationsgewebe von oft vielen Quadratmetern Fläche so auszubilden und zu tragen, dass dadurch das mächtige Assimilationsorgan entsteht, wie wir es in der tausendblättrigen Baumkrone einer Buche oder Eiche, in den wenigen, aber grossen Blättern einer Banane oder Palme vorfinden."

„Die Pflanzenwelt, soweit sie durch grünes Gewebe sich selbständig ernährt, wird ganz und gar in ihrer Gesammtform von dem Princip beherrscht, an relativ dünnen Trägern oder Sprossachsen möglichst zahlreiche, möglichst dünne und grosse, grüne Flächenorgane (Blätter) zu entwickeln. Der daraus entspringende, im Allgemeinen so überaus graciöse Wuchs der chlorophyllhaltigen Pflanzen wird also eben durch ihren Chlorophyllgehalt hervorgerufen, weil die Thätigkeit des Assimilationsparenchyms nur in diesem Fall zu voller Geltung kommt. Den Gegensatz bieten uns sofort die nicht chlorophyllhaltigen Pflanzen, die Fruchtkörper der Pilze und die phanerogamen Schmarotzer und Humusbewohner. Gerade der Mangel des Chlorophylls ist es, der hier die Flächenausbreitung in Form von grossen Blättern überhaupt überflüssig macht; die vorwiegend als Sprossachsen entwickelten Pflanzenkörper erscheinen daher nackt, feist, plump und ungraciös."

Während die ganze Formbildung der chlorophyllführenden Pflanzen in Folge ihres eigenartigen Stoffwechsels eine nach aussen gerichtete und äusserlich sichtbare wird, fehlt ihnen im Gegensatz zur thierischen Organisation eine nach innen gerichtete Differenzirung in Organe und Gewebe entweder ganz oder bleibt eine relativ beschränkte. Wo sie aber auftritt, lässt sie ganz deutlich wieder den directen Einfluss äusserer Factoren und die Bedeutung der Wachsthumscorrelation für die Erklärung der Pflanzenformen erkennen.

Wegen der Verschiedenheit des umgebenden Mediums erhalten die meer- und die landbewohnenden Pflanzen, einerseits die Algen, andererseits die Phanerogamen sehr deutlich ausgeprägte Gegensätze in ihrer innern Organisation, und zwar besonders in der Ausbildung zweier Gewebe, eines mechanischen und eines die Circulation vermittelnden.

Bei den Algen, deren Körper nahezu das gleiche Gewicht wie das Wasser hat, kommt es nicht zur Ausbildung besonderer mechanischer Gewebe, da die Sprosse und Blätter sich flottirend und schwebend im Wasser erhalten und ihnen die Cellulosemembranen der einzelnen Zellen eine genügende Festigkeit unter ihren Lebensbedingungen geben. Bei den Phanerogamen dagegen muss in demselben Maasse, als sie eine beträchtlichere Grösse erreichen und sich über die Erde erheben, indem sie ihre assimilirenden Chlorophyllflächen dem Lichte und der Luft entgegentragen, sich ein stützendes Gewebe entwickeln, mächtiger in den Hauptästen, schwächer in den Blättern, doch immerhin so, dass die dünne Chlorophyllplatte durch ihre Nervatur wie durch feine Speichen flach ausgebreitet erhalten wird.

Derselbe Gegensatz zeigt sich in der Ausbildung eines der Circulation dienenden Gewebes.

Bei den Phanerogamen treten ober- und unterirdische Theile in eine innige Correlation, in einen zu ihrer Erhaltung durchaus nothwendigen Wechselverkehr. Das in der Erde sich ausbreitende Wurzelwerk muss Bodenfeuchtigkeit und in ihr gelöste Salze aufnehmen und der Blattkrone zuführen, wo Wasser in der trockenen Luft verdunstet wird und die Salze beim Stoffwechsel der Zellen gebraucht werden. Umgekehrt müssen von den Blättern die in ihnen assimilirten Stoffe aus den früher erörterten Gründen zum Theil wieder zur Ernährung an das Wurzelwerk abgegeben werden, so dass beständig eine Stoffwanderung in entgegengesetzter Richtung im Pflanzenkörper vor sich geht. Um den Säftestrom zu vermitteln, entstehen bei den Phanerogamen Leitungsröhren, die meist mit den mechanischen Geweben zu Strängen vereinigten Gefässe. (Fig. 39—41.)

Bei den meerbewohnenden Algen dagegen unterbleibt eine derartige Differenzirung, da es an der Vorbedingung hierzu, an einem ausgesprochenen, erheblichen Stoffaustausch zwischen ober- und unterirdischen Theilen, fehlt. Denn umspült vom Wasser, in welchem schon reichlich Salze gelöst sind, können die Blätter die zum Wachsthum erforderlichen Stoffe gleich direct aufnehmen. Und da auch die Wasserabgabe durch Verdunstung wegfällt, ferner ein kräftiger Befestigungsapparat in der Erde ebenfalls nicht erforderlich ist, da stärkerer Zug an den im Wasser flottirenden Gewächsen nicht ausgeübt wird, bleibt die Wurzelbildung überhaupt auf ein sehr geringes Maass beschränkt und dient nur zum Anheften an die Unterlage.

Danach lässt sich auch bei den Pflanzen die innere Differenzirung in mechanische und saftleitende Gewebe, wo sie auftritt, auf ein von äusseren Factoren beeinflusstes, correlatives Wachsthum zurückführen.

## II. Die Formbildung bei den Thieren.

Den absoluten Gegensatz zur pflanzlichen bildet die thierische Organisation, wie auch in der Art der Ernährung ein grosser Gegensatz besteht.

Die thierische Zelle nimmt bereits fertige organische Substanz auf; sie bleibt daher entweder nackt, so dass feste Körper direct in ihr Protoplasma eintreten können, oder umgibt sich nur mit dünnen, von Oeffnungen durchsetzten Membranen, durch welche die schwer diffundirenden organischen Colloidsubstanzen in gelöstem Zustande hindurchgehen können.

In Folge des Mangels einer starren Umhüllung wird auch die mechanische Zusammenordnung der Zellen eine von der pflanzlichen verschiedene. Die weichen Zellenleiber legen sich in der Fläche dichter zusammen, treten in engere Fühlung unter einander und bilden zusammen eine Zellenhaut, die auf den Embryonalstadien als Keimblatt, später als Epithellamelle bezeichnet wird und allen thierischen Gestaltungsprocessen als Ausgangspunkt und Grundlage dient.

In unmittelbarstem Zusammenhang mit der Art der Ernährung wird beim vielzelligen thierischen Organismus die Formbildung eine nach innen gerichtete.

Gleichwie die einzellebende thierische Zelle organische Partikel direct in ihren Protoplasmakörper einführt und in vorübergehend gebildeten Hohlräumen, Verdauungsvacuolen, chemisch verarbeitet, so schafft sich auch der vielzellige thierische Organismus, nachdem seine Zellen am Anfang der Entwicklung zu einem Keimblatt zusammen-

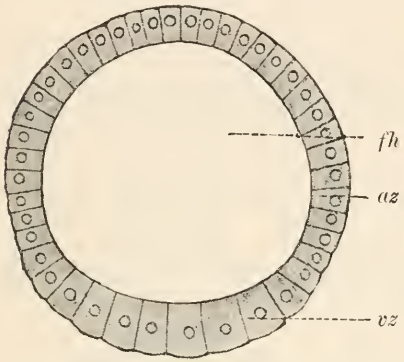



**Fig. 80. Keimblase des Amphioxus lanceolatus.** Nach Hatschek. *fh* Furchungshülle. *az* Animale, *vz* vegetative Zellen.

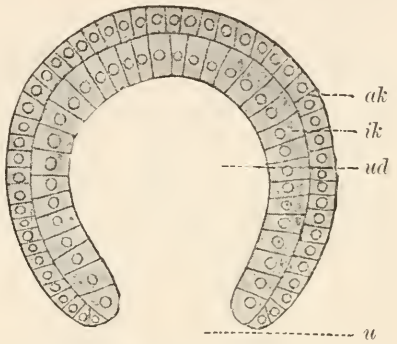



**Fig. 81. Gastrula des Amphioxus lanceolatus.** Nach Hatschek. *ak* Aeusseres, *ik* inneres Keimblatt. *u* Urmund. *ud* Urdarm.

getreten sind und gewöhnlich die Oberfläche einer Hohlkugel begrenzen, in seinem Körper einen Hohlraum, in welchem er feste, organische Substanzen aufnimmt, verdaut und von ihm aus in gelöstem Zustand an die einzelnen Zellen vertheilt. Die Keimblase (Fig. 80) stülpt sich an einer Stelle ihrer Oberfläche nach innen ein und wandelt sich in einen Becher um (Fig. 81), dessen nach aussen communicirender Binnenraum, der sogenannte Urdarm, zur Nahrungsaufnahme und zur Verdauung dient.

Der thierische Körper wird dadurch vom umgebenden Medium mehr unabhängig; die Ernährung, welche für den Bestand des Organismus die Grundbedingung ist, erfolgt in absolutem Gegensatz zur Pflanze durch einen Darmraum von innen heraus. Die Gastrula ist die allen Thierstämmen gemeinsame, charakteristische Grundform.

Nach demselben Princip schreitet die weitere, höhere Ausbildung der thierischen Form von den einfachen Anfängen aus in der Weise weiter fort, dass das innere Hohlraumsystem durch Bildung besonderer

Flächen, die zur Abscheidung von Secreten dienen, ferner durch Abtrennung der Leibeshöhlen, die sich noch weiter zerlegen können etc., ein immer complicirteres wird.

Während bei der Pflanze eine Oberflächenentwicklung nach aussen, findet eine solche beim Thiere, gemäss der gegebenen Bedingungen, im Innern des Körpers statt. Die Differenzirung der Pflanze zeigt sich in äusserlich hervortretenden Organen, in Blättern, Zweigen, Blüthen, Ranken. Die Differenzirung beim Thier erfolgt im Innern des Körpers verborgen, indem die inneren Flächen der Ausgangspunkt für die verschiedensten Organbildungen, für zahlreiche Drüsen, mehrere seröse Höhlen und für Gewebsdifferenzirungen, besonders der quergestreiften Muskelmassen, werden.

Durch complicirte Aus- und Einstülpungen der primären Keimblätter beim Wachsthum des Embryos wird auf einem kleinen Raum eine ausserordentlich grosse Oberfläche geschaffen, welche complicirte enge Hohlräume, Röhren und Spalten begrenzt, die an Mund und After schliesslich nach aussen führen und so den Verkehr mit der Aussenwelt unterhalten.

Mit der Bildung innerer Oberflächen wird gewissermaassen ein Theil der Aussenwelt in den thierischen Körper selbst mit aufgenommen, Nahrung in den Darmkanal, Luft in die Lungen oder Tracheen, Wasser in Kiemen bei den wasserbewohnenden Thieren.

Obwohl die Thiere nach ihrem Bau in den einzelnen Stämmen erhebliche Unterschiede aufweisen, so sind die Mittel, mit denen dies erreicht wird, doch nur sehr einfacher Art. Immer wieder stossen wir beim Studium der Entwicklungsgeschichte dieser oder jener Thierarten auf nur geringfügige Variationen einiger weniger allgemeiner Formbildungsgesetze.

Da eine Bekanntschaft mit ihnen für ein tieferes Verständniss der Histologie und namentlich aller histogenetischen Fragen unerlässlich ist, scheint es geboten, noch etwas genauer einzugehen auf:

## die Gesetze der thierischen Formbildung.

Wie oben hervorgehoben, lässt sich nach der grundlegenden Gastraeatheorie von Kowalevsky, Haeckel und Lankester als die gemeinsame Grundform aller Thiere die Gastrula bezeichnen (Fig. 81). Ihr durch Einstülpung entstandener Hohlraum oder der Urdarm wird von zwei Epithellamellen begrenzt, dem eingestülpten und dem nicht eingestülpten Theil der Keimblase. Dieselben haben sich entweder unmittelbar an einander gelegt oder werden noch durch einen mehr oder minder grossen Zwischenraum, einen Rest von der Keimblasenhöhle oder dem Blastocoel getrennt. Die beiden Epithellager der Darmlarve heissen in der Entwicklungsgeschichte die primären Keimblätter und werden ihrer Lage nach als äusseres (*ak*) und inneres (*ik*) unterschieden (Ektoblast oder Hautsinnesblatt, Entoblast oder Darmdrüsenblatt). Sie sind ausserordentlich bedeutungsvolle Gebilde, gewissermaassen die beiden embryonalen Primitivorgane des thierischen Körpers. Denn eine der Hauptaufgaben der Embryologie besteht darin, nachzuweisen, von welchem

der beiden Blätter und in welcher Weise die einzelnen Organe und Gewebe aus ihnen ihren Ursprung nehmen.

Veränderungen an den beiden primären Keimblättern können durch drei in ihrem Wesen verschiedene Processe hervorgerufen werden: 1. durch Vermehrung der Elementartheile, also durch Wachsthumsvorgänge innerhalb der Epithelmembran, 2. durch Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband und 3. durch verschiedenartige Differenzirung der einzelnen Zellen in Folge von Arbeitstheilung.

### 1. Ungleiches Wachsthum einer Epithelmembran.

Fassen wir zunächst den Process des Wachsthums einer Epithelmembran näher in das Auge. Wenn ihre einzelnen Elementartheile sich gleichmässig durch Theilung vermehren, so wird entweder eine Verdickung der Membran oder eine Grössenzunahme in der Fläche oder beides die Folge davon sein. Das erstere tritt ein, wenn die Theilungsebenen der Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das zweite, wenn sie vertical zu ihr stehen, das dritte, wenn die Theilungen in immer abwechselnder Richtung erfolgen. Bei der Grössenzunahme in der Fläche werden die ursprünglich vorhandenen Zellen durch das Einschieben neuer Tochterzellen gleichmässig und allmählich aus einander gedrängt, da sie ja weich und dehnbar und nur durch eine weiche Kittsubstanz verbunden sind. Nehmen wir nun an, dass ein solches Wachsthum bei der Keimblase oder in der Gastrula während ihrer weiteren Entwicklung allein stattfände, so könnte nichts Anderes aus ihnen entstehen als eine nur immer grösser und dicker werdende Hohlkugel von Zellen oder eine sich vergrössernde Gastrula.

Neue Formen können nur durch ungleichartiges Wachsthum in das Leben gerufen werden. Wenn in der Mitte einer Epithelmembran eine Zellengruppe allein sich zu wiederholten Malen in kurzer Zeit durch verticale Ebenen theilt, so wird sie plötzlich eine viel grössere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird in Folge dessen einen energischen Wachsthumsdruck auf die Zellen der Umgebung ausüben und sie aus einander zu drängen versuchen. In diesem Fall aber wird ein Auseinanderweichen der benachbarten Zellen, wie beim langsamen und gleichmässig vertheilten interstitiellen Wachsthum, nicht möglich sein; denn es wird die sich passiv verhaltende Umgebung gleichsam einen festen Rahmen, wie sich His ausgedrückt hat, um den sich dehnenden Theil bilden, der in Folge beschleunigten Wachsthums eine grössere Oberfläche für sich beansprucht.

Die in Wucherung begriffene Strecke der Epithelmembran muss sich mithin in anderer Weise Platz schaffen und ihre Oberfläche dadurch vergrössern, dass sie aus dem Niveau des passiven Theils nach der einen oder der anderen Richtung heraustritt und einen Fortsatz oder eine Falte hervorruft. Letztere werden sich noch weiter vergrössern und über das ursprüngliche Niveau erheben, wenn die lebhafteren Zelltheilungen in ihnen andauern.

Auf solche Weise ist aus der ursprünglich gleichartigen Epithelmembran durch ungleiches Wachsthum ein neuer, für sich unterscheidbarer Theil oder ein besonderes Organ entstanden.

An den Epithelmembranen, die zur Begrenzung eines Körpers dienen, wie bei der Keimblase und bei der Gastrula, kann man zwei verschiedene Flächen unterscheiden, eine an die umgebenden Medien angrenzende oder ihre freie Fläche und eine von ihnen abgewandte oder die basale. Bei der Keimblase ist die letztere nach der Keimblasenhöhle (Blastocoel), bei der Gastrula entweder nach dem Zwischenraum gerichtet, der die beiden Keimblätter noch trennt, oder, wenn ein solcher ganz geschwunden ist, nach der basalen Fläche des angrenzenden Blattes.

Es liegt nun auf der Hand, dass die Falten und Fortsätze sich in einer doppelten Weise bilden können. Entweder erheben sie sich über die freie Fläche der Membran und entwickeln sich in die den Körper begrenzenden Medien hinein, oder sie treten an der Basalfläche hervor in die zwischen der Epithelbegrenzung des Körpers gelegenen Zwischenräume.

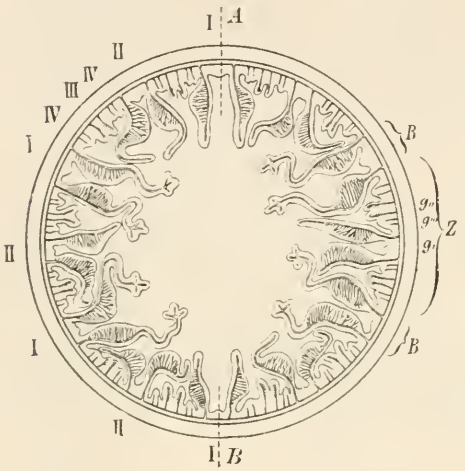



**Fig. 82. Querschnitt einer Actinie (Adamsea diaphana) unterhalb des Schlundrohres.**

*A B* Richtungsfächer, zugleich Enden der Sagittalachse, welche die eine Symmetrieebene des Körpers bezeichnen, während die zweite dazu senkrecht steht. *I—IV* Cyklen der Septenpaare I.—IV. Ordnung. *B* Binnenfach I. Ordnung. *Z* Zwischenfach I. Ordnung, in welchem neu angelegt sind Septenpaare und Binnenfächer II., III., IV. Ordnung (*g'*, *g''*, *g'''*).

Im ersten Fall spricht man von einer Ausstülpung, im zweiten Fall von einer Einstülpung oder Einfaltung (Invagination) der Membran. Durch Einstülpung nimmt zum Beispiel die Becherlarve aus der Keimblase ihren Ursprung.

In mannigfacher Weise variirte Ausstülpungen und Einstülpungen, welche an der Epithelmembran der Keimblase nacheinander auftreten, sind die einfachen Mittel, mit welchen die Natur die verschiedenen Thiertypen mit ihren zahlreichen Organen in das Leben gerufen hat. Am deutlichsten lässt sich dies beim Studium der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Thiere erkennen; doch zeigt auch die anatomische Zergliederung vieler ausgebildeten Thiere, namentlich der Coelenteraten und Würmer, dass ihr Körper schliesslich nichts Anderes ist als ein System in einander geschachtelter Epithellamellen, die in ihren einzelnen Abschnitten eine ungleiche histologische Differenzirung erfahren haben.

Um von diesen wichtigen Vorgängen eine klarere Vorstellung zu gewinnen, sollen einige Beispiele das theoretisch Entwickelte weiter veranschaulichen und zugleich eine Grundlage für spätere histogenetische Betrachtungen schaffen.

Der Körper der Coelenteraten lässt sich im Allgemeinen auf zwei Epithellamellen, Ektoderm und Entoderm, die aus den primären Keimblättern hervorgegangen sind, und auf die Grundform eines

Bechers zurückführen. Hiervon lässt sich leicht einerseits die typische Form der Hydroidpolypen und andererseits des Corallenpolypen ableiten. Beim Hydroidpolypen entstehen in einiger Entfernung und im Umkreis der Mundöffnung zahlreiche schlauchförmige Ausstülpungen, die Tentakeln, Organe zum Einfangen der Nahrung. Für Actinien und Anthozoen (Fig. 82) ist charakteristisch, dass das

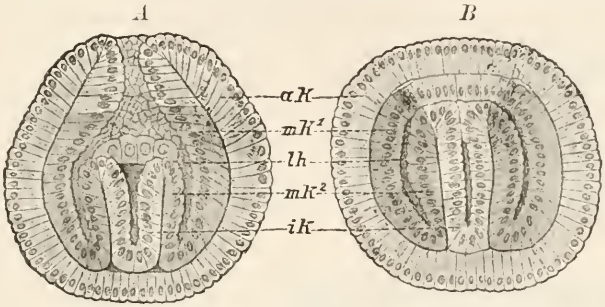



**Fig. 83** *A* u. *B*. **Bildung des mittleren Keimblattes und des Coeloms von Sagitta.** Nach Hertwig.

*A* Vom Grund der Gastrula erheben sich zwei Falten, welche den Urdarm in den bleibenden Darm und die Coelomdivertikel abtheilen.

*B* Die Sonderung durch Vordringen der Falten fast beendet. *aK* Aeusseres, *mK* mittleres, *iK* inneres Keimblatt. $mK^1$ Hautfaserblatt. $mK^2$ Darmfaserblatt. *lh* Leibeshöhle.

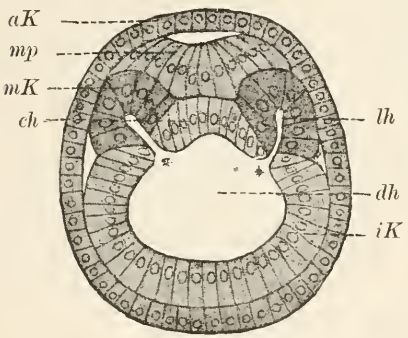



Fig. 84.

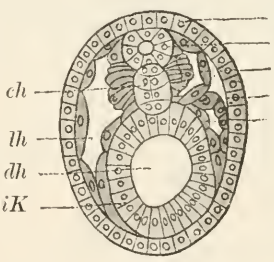



Fig. 85.

**Fig. 84. Querschnitt durch einen Amphioxusembryo, an welchem die Epithellamelle des Urdarms sich sondert in das Epithel des bleibenden Darms und das Epithel des mittleren Keimblatts (Coelomsack).** Nach Hatschek.

**Fig. 85. Querschnitt durch einen älteren Amphioxusembryo, an dem sich bleibender Darm und mittleres Keimblatt ganz von einander getrennt haben.** Nach Hatschek.

*aK* Aeusseres, *iK* inneres, *mK* mittleres Keimblatt. *mp* Medullarplatte. *ch* Chorda. *dh* Darmhöhle. *lh* Leibeshöhle. *n* Nervenrohr. *us* Ursegment.

Darmdrüsenblatt zahlreiche Falten bildet, die Septen, durch welche der Urdarm in einen centralen Hohlraum und viele mit ihm seitlich zusammenhängende Taschen oder Kammern gegliedert wird, deren Zahl sich zuweilen auf mehr als 100 belaufen kann.

Eine grosse Anzahl von Thierclassen, Abtheilungen der Würmer, die Brachiopoden, die Echinodermen, die Wirbelthiere und wahrscheinlich noch andere, lassen sich auf eine Grundform zurückführen,

die man als Coelomlarve bezeichnen kann (Fig. 83 *A*, *B* und Fig. 84 u. 85). Sie ist aus der Becherlarve in der Weise entstanden, dass durch Faltungen des Darmdrüsenblattes der Urdarm in drei Räume zerlegt worden ist, in einen mittleren Raum, den secundären Darmkanal, und in die beiden ihn seitlich umgebenden Leibessäcke (Fig. 83 *A*, *B*, *lh* und Fig. 84, 85 *lh*). Bei allen Thieren, bei denen dies geschieht, wird gleich in den Anfangsstadien der Entwicklung die Zahl der beiden primitiven Epithelblätter um ein drittes vermehrt, das von ihnen als mittleres Keimblatt (Mesoblast) zu unterscheiden ist und sich zwischen sie trennend hineinschiebt. Auf Grund dessen kann man die Thiere in zwei- und dreiblätterige Formen eintheilen, von denen die ersteren im Allgemeinen einfacher, die letzteren complicirter gebaut sind.

Die drei Keimblätter dienen zur Begrenzung von drei verschiedenen Oberflächen. Das äussere Keimblatt begrenzt die Hautoberfläche des Körpers, das secundäre innere Keimblatt den durch Einstülpung entstandenen, verdauenden Hohlraum und das mittlere Keimblatt die durch weitere Einfaltungen vom Urdarm nachträglich abgesonderten Leibeshöhlen.

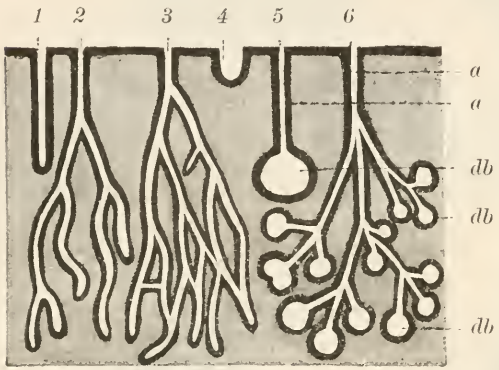



**Fig. 86. Schema der Drüsenbildung.** Nach Hertwig.

*1* Einfache tubulöse Drüse. *2* Verzweigte tubulöse Drüse. *3* Verzweigte tubulöse Drüse mit netzförmiger Verbindung. *4* u. *5* Einfache alveoläre Drüse; *a* Ausführgang, *db* Drüsenbläschen. *6* Verzweigte alveoläre Drüse.

Wie die Grundformen der thierischen Organisation (Becher- und Coelomlarve) durch Aus- und Einstülpungen einer primären Epithelmembran entstanden sind, so lassen sich weiter auch fast alle einzelnen Organe durch den gleichen Process von den grundlegenden zwei, resp. drei Keimblättern ableiten: die zahlreichen Drüsen, viele Sinnesorgane, das Centralnervensystem etc.

Bei der Entstehung von Drüsen (Fig. 86) wuchert ein kleiner umschriebener Bezirk der Epithelmembran des äusseren, inneren oder mittleren Keimblatts und stülpt sich als ein Hohlcylinder in das unterliegende Gewebe hinein; hierbei geht er entweder in die tubulöse oder in die alveoläre Drüsenform über. Besitzt der Drüsenschlauch vom Ursprung bis zum blinden Ende nahezu gleichmässige Dimensionen (Fig. 86, *1*), so erhalten wir die einfache tubulöse oder röhrenförmige Drüse (die Schweissdrüsen der Haut, Lieberkühn'schen Drüsen des Darms). Von ihr unterscheidet sich die alveoläre Drüsenform dadurch, dass der eingestülpte Schlauch nicht gleichmässig weiter wächst, sondern sich an seinem Ende etwas ausweitet (Fig. 86, *5*), während der Anfangstheil eng und röhrenförmig bleibt und als Ausführungsgang dient.

Aus dem einfachen Drüsenschlauch bilden sich zusammengesetztere Formen, wenn an ihm sich derselbe Process, welchem er seine Entstehung verdankt, wiederholt, wenn an einer kleinen

Stelle abermals ein lebhafteres Wachsthum stattfindet und eine Partie sich wieder als Seitenschlauch vom Hauptschlauch abzusetzen beginnt. Durch vielfache Wiederholung solcher Ausstülpungen kann die ursprünglich einfache Drüsenröhre die Gestalt eines vielverzweigten Baumes (Fig. 86, *2* u. *6*) gewinnen, an welchem wir den zuerst gebildeten Theil als Stamm und die durch Sprossung an ihm hervorgewachsenen Theile je nach ihrem Alter und der dem Alter entsprechenden Stärke als Haupt- und Nebenzweige erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden.

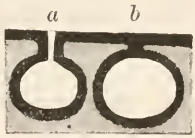



**Fig. 87. Schema der Bildung des Hörbläschens.** *a* Hörgrübchen. *b* Hörbläschen, das durch Abschnürung entstanden ist und mit dem äusseren Keimblatt noch durch einen soliden Epithelstiel zusammenhängt.

Wieder andere Formen nimmt der sich einstülpende Theil einer ursprünglich glatt ausgebreiteten Epithelmembran bei der Bildung von Sinnesorganen und vom Centralnervensystem an.

Beim Gehörorgan zum Beispiel (Fig. 87) entwickelt sich der die Nervenendigung tragende Theil oder das häutige Labyrinth aus einer kleinen Strecke der Körperoberfläche, die sich zu einem Hörgrübchen (*a*) einsenkt. Seine Ränder wachsen hierauf einander entgegen, so dass er sich mehr und mehr in ein Säckchen (*b*) umbildet; und dieses liefert schliesslich durch ungleiches Wachsthum einzelner Abschnitte, durch Einschnürungen und verschieden geformte Ausstülpungen eine so ausserordentlich complicirte Gestalt, dass es den Namen des häutigen „Labyrinths" mit Fug und Recht erhalten hat.

Gehirn und Rückenmark entwickeln sich aus einem verdickten Streifen des äusseren Keimblatts, aus der Medullarplatte. Die Medullarplatte faltet sich zu einer Rinne ein und schliesst sich darauf zum Nervenrohr, indem die zur Begrenzung der Rinne dienenden Falten sich mit ihren Rändern zusammenlegen und verwachsen.

**Fig. 88. Schema der Papillen- u. Zottenbildung.** *a* Einfache Papille. *b* Verästelte Papille oder Zottenbüschel. *c* Einfache Papille, deren Bindegewebsgrundstock in drei Spitzen ausläuft.

Neben der Einstülpung spielt bei der Formgebung des thierischen Körpers die zweite Art der Faltenbildung, die auf einem Ausstülpungsprocess beruht, eine nicht minder wichtige Rolle und bedingt nach aussen hervortretende Fortsätze der Körperoberfläche, welche ebenfalls verschiedene Formen annehmen können (Fig. 88).

Durch Wucherung eines kleinen, kreisförmigen Bezirks einer Zellmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, wie auf der Zungenschleimhaut die Papillen (*c*) oder im Dünndarm die feinen Zotten (*a*), welche, sehr dicht an einander gelagert, eine sammtartige Beschaffenheit der Oberfläche der Darmschleimhaut verleihen. Wie die tubulösen Drüsenschläuche sich reichlich verästeln können, so entwickeln sich hier und da auch aus den einfachen Zotten Zottenbüschel (*b*), indem locale Wucherungen das Hervorsprossen von

Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen. Beispiele liefern die äussern Kiemenbüschel verschiedener Fisch- und Amphibienlarven, welche in der Halsgegend frei in das Wasser hineinragen, oder die durch noch reichere Verzweigung ausgezeichneten Chorionzotten der Säugethiere.

Wenn die Wucherung in der Epithelmembran längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rand nach aussen gerichtete Kämme oder Falten, wie am Dünndarm die KERKRING'schen Falten oder an den Kiemenbögen der Fische die Kiemenblättchen.

### 2. Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband.

Ein zweiter wichtiger Process, welcher in hohem Grade dazu beiträgt, die thierische Organisation immer complicirter zu gestalten, ist das Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband. Die ausgeschiedenen Theile kommen in die Zwischenräume zu liegen, welche bei den Faltungsprocessen zwischen den basalen Flächen der drei Keimblätter übrig bleiben und Reste der ursprünglichen Keimblasenhöhle (des Blastocoels) sind.

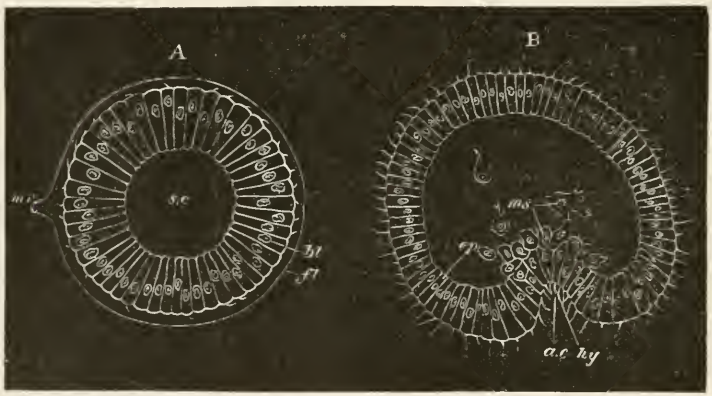



**Fig. 89. Zwei Entwicklungsstadien von Holothuria tubulosa im optischen Querschnitt.** Nach SELENKA.

*A* Keimblase am Ende der Furchung. *B* Gastrulastadium. *mr* Mikropyle. *fl* Chorion. *s.c* Furchungshöhle, in welche frühzeitig Gallerte als Gallertkern abgeschieden wird. *bl* Keimblatt (*B* Blastoderm). *ep* Aeusseres, *hy* inneres Keimblatt. *ms* Vom inneren Keimblatt abstammende, amöboide Zellen. *a.e* Urdarm.

Durch Ausscheiden einzelner Zellen kommt eine Gewebsform zu Stande, welche zum Epithel in einem scharf ausgesprochenen, histologischen Gegensatz steht und als Mesenchymgewebe von RICHARD HERTWIG und mir bezeichnet worden ist. Bei niederen Thieren wird von den Keimblättern in den zwischen ihnen gelegenen Raum zuerst eine gallertige Grundsubstanz ausgeschieden (Fig. 89 *A*, *sc*). In sie wandern dann aus dem Epithel einzelne Zellen ein, indem sie amöboide Fortsätze ausstrecken (Fig. 89 *B*, *ms*).

Je nach den einzelnen Thierclassen scheinen die Mesenchymkeime entweder vom äusseren oder vom inneren oder vom mittleren Keimblatt abzustammen. Bei den Wirbelthieren ist das letztere der

Fall. Die Gallerte wächst durch Vermehrung der in sie eingewanderten Elemente von einer bestimmten Zeit an ganz unabhängig vom Epithel für sich weiter, dringt in alle Lücken hinein, welche bei den Ein- und Ausstülpungen der Keimblätter hervorgerufen werden, und giebt so ein verbindendes und stützendes Gerüst ab, welchem die Epithelschichten aufgelagert sind. Dabei wird das Mesenchymgewebe in der Thierreihe der Sitz mannigfacher höherer Differenzirungsprocesse; denn es kann sich das ursprüngliche Gallertgewebe in faseriges Bindegewebe, in Knorpel- und Knochengewebe etc. umwandeln (siehe S. 199).

Aber auch grössere Zellcomplexe können während der Entwicklung aus ihrem epithelialen Mutterboden ausscheiden und ringsum von Mesenchymgeweben eingeschlossen werden. Es ist dies bei allen denjenigen Organen der Fall, welche sich zwar durch Einstülpung aus dem Epithel entwickeln, in ihrer Function aber nicht auf einen bleibenden Zusammenhang mit der freien Epitheloberfläche angewiesen sind, wie es zum Beispiel bei den absondernden Drüsen nothwendig ist.

So löst sich meist das Hörbläschen von seinem Mutterboden ab und nimmt, ringsum von Mesenchymgewebe umschlossen, eine geschütztere Lage in der Tiefe des Körpers ein, da Schallwellen auch durch das zwischenliegende Gewebe zu den acustischen Endapparaten fortgepflanzt werden.

In derselben Weise trennt sich das Nervenrohr vom äusseren Keimblatt, lösen sich Nerven, quergestreiftes Muskelgewebe, folliculäre Drüsen und manche andere Organe von ihren Ursprungsbezirken in den grundlegenden Epithelmembranen ab und umgeben sich allseitig mit Mesenchymgewebe.

Bei den höheren Thieren füllen sich daher die Zwischenräume zwischen den Epithellamellen, welche einerseits die Oberfläche des Körpers begrenzen, andererseits die grossen Hohlräume in seinem Inneren, die Darm- und die Leibeshöhle, auskleiden, mit den verschiedenartigsten Differenzirungsproducten an, mit Geweben und Organen, die von dieser oder jener Epithelschicht (von dem äusseren, inneren oder mittleren Keimblatt) entweder durch celluläre Auswanderung oder durch Abschnürung eingefalteter Epithelbezirke entstanden sind.

### 3. Verschiedenartige Differenzirung der Zellen in Folge von Arbeitstheilung.

Im Laufe der embryonalen Entwicklung sondern sich aus dem Zellenmaterial, welches der Theilungsprocess geliefert hat, auf den oben angegebenen Wegen grössere und kleinere Formcomplexe, die primären Organanlagen. Sie besitzen Anfangs noch keinen ausgesprochenen histologischen Charakter, erwerben ihn aber allmählich auf späteren Stadien des Entwicklungsprocesses.

Hierbei tritt uns bei tieferem Nachdenken ein neues Problem entgegen, welches sich aus den in den vorausgegangenen Capiteln entwickelten Principien nicht erklären lässt. Wir vermissen nämlich in weitaus den meisten Fällen den zureichenden Grund für die Arbeitstheilung,

welche im embryonalen Leben zwischen den einzelnen Zellcomplexen vor sich geht.

Aus unserer Untersuchung der äusseren und der inneren Factoren des Entwicklungsprocesses hatten wir uns die allgemeine Vorstellung gebildet, dass die einzelnen Organe durch Reize, auf welche sie zu reagiren eingerichtet sind, auch in das Leben gerufen werden. Danach würden Sehorgane nur unter Einfluss des Lichtes, welches ja von ihnen empfunden werden soll, Stützorgane, wo Zug und Druck auszuhalten sind, verdauende Drüsen unter dem Einfluss von Stoffen, welche zur Verdauungsthätigkeit und Absonderung von Secreten anregen, gebildet werden können, und zwar um so mehr, je stärker und häufiger die adäquaten Reize einwirken.

Diesen Vorstellungen entspricht nun aber nicht der Vorgang in der Ontogenese. Denn bei dem in der Gebärmutter eingeschlossenen Säugethierembryo bildet sich ein Auge aus, während alle Lichtreize und somit alle äusseren Bedingungen zum Sehen fehlen. Speichel- und Magendrüsen entstehen, lange bevor Kohlenhydrate und Eiweisskörper in den Darmkanal aufgenommen werden und die Drüsen zur zweckentsprechenden Function reizen.

Dasselbe kann man noch von manchen anderen Organsystemen und Geweben sagen. Ueberall ruft, zumal bei den höheren Wirbelthieren, ein Studium ihres Entwicklungsprocesses den Eindruck hervor, dass die Reize, welche später die Functionirung der Theile bestimmen, zur Zeit ihrer ersten Entstehung noch gar nicht wirksam sein können, und dass somit zahlreiche Anlagecomplexe gesondert und geordnet werden aus unbekannten Ursachen, aber gewissermaassen im Voraus berechnet für Reize, die später eintreten und das vorgebildete Werkzeug zur Function anregen sollen.

Vergleichendes Studium niederer und höherer Thiere lehrt, dass hier in der Embryonalentwicklung nicht der ursprüngliche phylogenetische, sondern ein abgekürzter Entwicklungsprocess der Organe zum Ausdruck kommt. Denn es entspricht gewiss nicht dem Hergang in der Phylogenese, dass ein Organ erst in seiner Form und Structur fertig angelegt wird und dann erst in Funktion tritt. Beides muss vielmehr im phylogenetischen Process Hand in Hand gehen.

Aus einer Epithellamelle wird sich ein besonderes Organ, z. B. eine Muskelzellengruppe oder eine Drüse, nur dann absondern, wenn in ihr eine bestimmte Strecke eine eigenartige, aus ihren Beziehungen zum Organismus und zur Aussenwelt bedingte Function und Structur gewinnt, dadurch von ihrer Umgebung verschieden wird und eine besondere, von ihrer Function abhängige Wachsthumsenergie erhält.

Den Weg zu zeigen, auf welchem sich das neu auftauchende Problem und der in ihm liegende Widerspruch zu unseren vorausgegangenen Deductionen erklären lässt, wird Aufgabe der folgenden Capitel sein.

---

### Literatur zu Capitel XV.

1) **Haeckel.** *Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs etc. Jenaische Zeitschrift Bd. VIII.*

2) **Oscar** *und* **Richard Hertwig.** *Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.*

3) **Oscar** *und* **Richard Hertwig.** *Studien zur Blättertheorie. Heft I. Die Actinien. Heft II. Die Chaeto-gnathen. Heft III. Die Coelomtheorie.*
4) **Oscar Hertwig.** *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Cap. IV. 6. Aufl. 1898.*
5) *Derselbe. Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Praeformation oder Epigenese. 1894. Seite 97: Gedanken zu einer Entwicklungstheorie der Organismen.*
6) **His.** *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. 1868.*
7) *Derselbe. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1871.*
8) **Pander.** *Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei. Würzburg 1817.*
9) **Ray-Lankester.** *On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals etc. Annals and Mag. nat. Hist. Vol. XI. 1873.*
10) **Julius Sachs.** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.*

## SECHSZEHNTES CAPITEL.

# Die Theorie der Biogenesis und das Vererbungsproblem.

Motto: „Jede organische Form ist das Resultat einer Geschichte, welche so alt ist wie die organische Welt überhaupt.“ J. Sachs.

Am Schluss des vorausgegangenen Kapitels haben wir einen schwierigen Punkt berührt, welcher noch einer eingehenderen Erklärung bedarf. In der Entwicklung eines Organismus werden meistens die Organe angelegt in ihrer späteren Form lange Zeit, ehe sie in Function treten; Speicheldrüsen, ehe Speichel abgesondert wird, mechanische Structurtheile, wie Knochen, noch bevor sie Zug und Druck auszuhalten haben, Augen und Ohren, noch bevor die Bedingungen zu sehen und zu hören für sie vorhanden sind, wie bei dem in der Gebärmutter eingeschlossenen menschlichen Embryo; verschiedene Arten von Gelenken, Kugel-, Charnier-, Drehgelenke etc., noch ehe die Gliedmaassen in der ihnen später eigenthümlichen Weise bewegt werden.

Ja es gibt sogar viele embryonale Organe, welche überhaupt niemals die Function, welche sie phylogenetisch einmal erfüllt haben, auszuüben in die Lage kommen, wie die im Zusammenhang mit der Kiemenathmung entstandenen Kiemenspalten, an welchen bei den Amnioten noch nicht einmal mehr Kiemenplättchen angelegt werden, oder Zahnanlagen, die an den Kieferrändern entstehen, aber nicht zum Durchbruch kommen, wie bei manchen Embryonen der Bartenwale, der Schildkröten etc.

Auf diese und ähnliche Thatsachen der Entwicklungsgeschichte pflegt sich Weismann gern zu stützen, indem er in ihnen *Beweise gegen eine allgemeinere Gültigkeit des* Lamarck'*schen Princips* erblickt, dass Organe durch Anpassung an äussere Verhältnisse oder durch Gebrauch und Nichtgebrauch ihre specifische Structur erhalten.

Als besonders beweiskräftig werden von ihm die Skeletttheile der Gliederthiere angeführt, ihre Gelenkflächen mit den complicirten Anpassungen an die verschiedenartigsten Bewegungsformen. „In allen diesen Fällen,“ bemerckt Weismann, „tritt erst das fertige, harte und unveränderbare Chitinstück in Thätigkeit, seine Anpassung an die Function muss also *vorher* erfolgt sein, unabhängig von dieser

Function. Diese Gelenke und sonstigen Theile haben sich demnach in genauester Weise für die Function gebildet, ohne dass doch diese einen directen Antheil an ihrer Bildung gehabt haben kann."

Weismann hält es für unmöglich, die Gestaltveränderungen im Bau der Gelenke als directe mechanische und hinterher vererbte Folge der veränderten Bewegungsweise aufzufassen und sucht das Lamarck'sche Princip durch seine Hypothese der Germinalselection zu ersetzen. Für ihn ist „nicht die somatische Abänderung durch die Function das Primäre, sondern die Keimesänderung, der die somatische nur scheinbar vorhergeht".

Die Erklärung dieser und ähnlicher Verhältnisse, hinsichtlich deren wir mit Weismann darin übereinstimmen, dass sie nicht unmittelbar auf Anpassung an äussere Verhältnisse oder auf den Gebrauch und Nichtgebrauch der Theile zurückzuführen sind, ist unserer Meinung nach in dem Problem der Vererbung zu suchen. Auf dasselbe muss daher noch näher eingegangen werden, um in unserer Theorie der Biogenesis keine erhebliche Lücke zu lassen.

Wir erhalten dadurch zugleich auch Gelegenheit, uns noch über eine bisher vernachlässigte, aber gleichwohl **wichtigste Kategorie von Ursachen des Entwicklungsprocesses** zu äussern, über die inneren Factoren im engern Sinne, welche im siebenten Capitel unterschieden wurden; das heisst: über die im Organismus der Zelle selbst enthaltenen Eigenschaften, besonders über die Arteigenschaften, die als Anlagecomplex jedem Entwicklungsprocess erst sein specifisches und individuelles Gepräge verleihen.

Um in das Problem der Vererbung einen klaren Einblick zu gewinnen, muss man im Begriff Vererbung zwei verschiedene Vorstellungsreihen von einander sondern, wie in den letzten Jahren häufig, besonders aber von Weismann aus einander gesetzt worden ist. Man muss unterscheiden zwischen einer Vererbung ererbter und einer Vererbung neuerworbener Eigenschaften.

## I. Vererbung ererbter Eigenschaften. Die Continuität der Generationen.

Die Eltern vererben auf ihre Kinder die Eigenschaften, welche sie selbst von ihren Vorfahren ererbt haben; sie geben einfach beim Zeugungsprocess die Erbmasse weiter, in der Beschaffenheit, in welcher sie ihnen einst von ihren eigenen Erzeugern überliefert wurde.

Die Uebereinstimmung der durch Zeugung aus einander hervorgehenden und sich in der Zeitfolge ablösenden Individuen erklärt sich in einfacher Weise daraus, dass sie immer aus derselben Anlagesubstanz hervorgehen, die von Individuum zu Individuum, von Generation zu Generation als Erbmasse übertragen wird. Die Glieder einer Generationsreihe müssen sich gleichen nach dem Grundsatz: Gleiches erzeugt Gleiches.

„Betrachtet man eine Reihe von Generationen in diesem Lichte," bemerkt Nägeli, „so hat die Vererbung nur noch eine figürliche Bedeutung. Die wissenschaftliche Darstellung kann zwar des Bildes

nicht wohl entbehren, ohne die bisherige Anschauung wesentlich zu ändern, aber gleichwohl stellt das Bild im Grunde die Wirklichkeit auf den Kopf. Denn statt dass die Eltern einen Theil ihrer Eigenschaften auf die Kinder vererben, ist es vielmehr das nämliche Idioplasma, welches zuerst den seinem Wesen entsprechenden elterlichen Leib und eine Generation nachher den seinem Wesen entsprechenden und daher ganz ähnlichen kindlichen Leib bildet."

„Der ganze Stammbaum ist im Grunde ein einziges, aus Idioplasma bestehendes, continuirliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d. h. einen neuen individuellen Leib bildet."

Mit Recht erklärt Weismann, dass auf der Grundlage der Continuität des Protoplasmas der Keimzellen die Thatsache der Vererbung bis zu einem gewissen Punkt, nämlich im Princip, begreiflich werde; „denn jetzt führe man sie wirklich auf Wachsthum zurück, man betrachte jetzt mit gutem Grund die Fortpflanzung als ein Wachsthum über das Maass des Individuums hinaus." Es ist dies ein prägnanter Ausdruck, welchen wohl Haeckel zuerst in seiner generellen Morphologie gebraucht hat.

Die Lehre, dass die Entwicklung der Organismenarten und die Vererbung auf Continuität beruht, ist ein Bestandtheil fast aller Entwicklungstheorieen. Die verschiedenen Formen der Präformation sowohl, als der Epigenesis, die Pangenesishypothese von Darwin ebenso wie Galton's Lehre vom Stirp, Weismann's Keimplasmatheorie und meine Biogenesis erklären die Uebereinstimmung der in einer Generationsreihe auf einander folgenden Formen aus einer zwischen ihnen bestehenden Continuität.

Dass Entwicklung auf Continuität beruht, ist mehr wie Hypothese; es ist ein allgemeiner Erfahrungssatz; denn alle Erfahrung lehrt, dass ein Organismus nur aus einem Organismus derselben Art wieder entstehen kann, und sie hat schon früh ihren wissenschaftlichen Ausdruck gefunden in den bekannten Sätzen: „Omne vivum e vivo." „Omne vivum ex ovo."

Nicht die Continuität des Lebens an sich, welche eine Erfahrungsthatsache ist, sondern die Art und Weise, in welcher zwischen den einzelnen Gliedern einer Generationsreihe die Continuität, auf welcher ihre Artgleichheit beruht, übermittelt wird, ist das grosse Problem, welches in den einzelnen Theorieen in so verschiedener Weise beantwortet wird.

Die alten Evolutionisten stellten sich die Continuität in der Weise vor, dass jedes organische Individuum zugleich auch der Träger ist aller nachfolgenden Glieder der Generationsreihe, welche gewissermaassen en miniature in ihm eingeschachtelt sind. Sie gleichen sich, weil sie am Schöpfungstag alle gleichzeitig als Repräsentanten einer Organismenart so geschaffen sind, dass sie im Entwicklungsprocess im Laufe der Zeiten allmählich auseinander gewickelt werden können.

Eine Continuität nimmt auch in seiner Theorie der Epigenesis C. F. Wolff, sowie sein Nachfolger Blumenbach an; nur dass sie sich die Continuität in einer ganz anderen Weise vorstellen als die Evolutionisten. Denn sie lassen die Verbindung von Organismus zu Organismus durch eine unorganisirte Substanz vermittelt werden, welche von dem ausgebildeten Organismus abgeschieden wird und mit

einer formbildenden Kraft (nisus formativus) begabt ist, vermöge deren sie sich allmählich organisirt und die elterliche Form reproducirt.

Für denjenigen, der sich im vorigen Jahrhundert aus allgemeinen Gründen nicht auf den Standpunkt der Evolutionisten stellen konnte, scheint mir die Lehre Wolff's der naturgemässe Ausdruck für das Wissen seiner Zeit zu sein. Denn in einem Jahrhundert, in welchem man von feinen Organisationsverhältnissen der Pflanzen und Thiere und von chemischer Constitution eines Stoffes so gut wie keine Ahnung hatte, lag es wohl am nächsten, schon dem unorganisirten Stoff an sich Eigenschaften zuzuschreiben, welche, wie wir jetzt wissen, nur dem bereits schon hoch organisirten Stoff zukommen.

Um ein gerechtes Urtheil zu fällen, dürfen wir nicht vergessen, dass unsere Vorstellung einer feineren Organisation der den Körper bildenden Stoffe sehr jungen Datums ist. Nach Wolff's Ansicht war eine Leber, eine Niere oder irgend ein Pflanzenorgan nach Wegnahme der Gefässe weiter nichts als „ein Klumpen Materie, die zwar die Eigenschaften der thierischen und pflanzlichen Substanz haben kann, in der aber noch so wenig Organisation oder Structur anzutreffen ist als in einem Klumpen Wachs".

Grundverschieden hiervon ist wieder die Vorstellung, welche sich Darwin in seiner Theorie der Pangenesis von der Art der Continuität zwischen den Gliedern der Generationsreihe zurecht gelegt hat. Er sucht den Zusammenhang dadurch zu wahren, dass er alle einzelnen Organe des ausgebildeten Organismus kleinste Theilchen, Keimchen oder Gemmulae abgeben lässt, die sich an einzelnen Stellen, besonders aber in den Geschlechtsorganen anhäufen und sich unter einander zu Anlagecomplexen verbinden, zu den Geschlechtsproducten. Der aus ihnen entstehende kindliche Organismus muss den Erzeugenden gleichen, weil er von allen Theilen der letzteren die Anlagen enthält.

Die Pangenesis von Darwin ist ebenso wie die alten Praeformationstheorieen ein lehrreiches Beispiel einer künstlich construirten Hypothese. Formell lassen sich durch ihre Annahme alle Thatsachen der Vererbung erklären; aber die Erklärung ist nicht mehr als eine blosse Scheinerklärung, ebenso wie die Lehre von den eingewickelten Keimen; denn die Annahme, auf welcher die Pangenesis beruht, wie die Abgabe und der Transport der Keimchen stehen in Widerspruch mit Ergebnissen der allgemeinen Anatomie und Physiologie, besonders der beiden grundlegenden Disciplinen, der Embryologie und Zellenlehre, deren Hauptentwicklung in Darwin's spätere Jahre fällt, und denen er in seiner ganzen Arbeitsweise und Gedankenrichtung nicht recht nahe getreten ist.

Bei der Aufstellung einer Entwicklungs- und Vererbungstheorie hat aber schliesslich die **allgemeine Anatomie und Physiologie** das entscheidende Wort. Sie hat uns mit dem reichen Schatz des in unserem Jahrhundert angesammelten thatsächlichen Wissens einige Grundsteine für den Ausbau einer Entwicklungs- und Vererbungstheorie geboten, durch die Lehre von der Zelle.

Die Continuität in der Entwicklung wird weder durch eingeschachtelte Miniaturgeschöpfe, noch durch Absonderung eines unorganisirten, mit einem Nisus formativus begabten Bildungsstoffes, noch durch eine aus Keimchen zusammengesetzte, gewissermaassen einen

Extract des Körpers darstellende Substanz bewirkt, sondern durch die Zelle, einen lebenden Elementarorganismus, durch dessen Vervielfältigung und Vereinigung alle pflanzlichen und thierischen Gestalten hervorgehen.

Die Continuität der organischen Entwicklung und des organischen Lebens beruht also auf dem Grundsatz: Omnis cellula e cellula. Durch die Zelle werden die Eigenschaften der Eltern auf die Kinder übertragen, sie ist der Träger der Erbmasse und dadurch der Träger der Eigenschaften, durch welche sich eine Organismenart von der anderen unterscheidet. Daher erklärte ich in meinen Zeit- und Streitfragen der Biologie: Eine Vererbungstheorie muss mit der Zellentheorie in Uebereinstimmung zu bringen sein. Wer die Pangenesis Darwin's, Galton's Lehre vom Stirp, die Idioplasmatheorie Nägeli's, die Keimplasma- und die Mosaiktheorie auf ihren Erklärungswerth und ihre Berechtigung prüfen will, wird sich daher stets vor die Frage gestellt sehen: Wie lassen sich diese Lehren mit unserer Auffassung von der Organisation und der Function der Zelle vereinen?

Da so die Zelle mit ihren Eigenschaften im Mittelpunkt jeder Vererbungstheorie steht, wählte ich für meine Theorie den Namen Biogenesis; durch denselben soll ausgedrückt werden, dass die Entstehung der zusammengesetzten Organismen aus den Eigenschaften eines elementaren Lebewesens, der Zelle, zu erklären ist.

Alle neueren Versuche, die Entwicklung und Vererbung zu begreifen, stehen zwar mehr oder minder auf dem Boden der Zellentheorie, bieten aber trotz dieser gleichen Grundlage wieder erhebliche Gegensätze dar, die einen vertreten durch Nussbaum, Weismann, Roux; die anderen durch Nägeli, mich, de Vries, Driesch etc. Die Gegensätze sind zum grössten Theil zurückzuführen auf eine noch unsichere und nicht einheitlich gewordene Auffassung von dem Wesen und der Organisation der Zelle, wie schon an verschiedenen Stellen dieses Buches, besonders in den Capiteln VI, XIV, nachgewiesen worden ist, theils noch im Laufe der weiteren Ausführungen dargelegt werden wird.

## SIEBZEHNTES CAPITEL.

## Die Theorie der Biogenesis und das Vererbungsproblem.

(Fortsetzung.)

### II. Vererbung neu erworbener Eigenschaften.

Während „die Vererbung ererbter Eigenschaften“ als eine nicht wegzudiscutirende Thatsache von den Naturforschern zugegeben, aber in verschiedener Weise zu erklären versucht wird, gehen hinsichtlich des zweiten Problems, mit welchem wir uns jetzt beschäftigen wollen, ihre Ansichten in diametral entgegengesetzten Richtungen auseinander. Sind doch in der Neuzeit nicht wenige Stimmen laut geworden, welche das Problem überhaupt ganz aus der Welt schaffen wollen, indem sie schon die Möglichkeit einer Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften glauben in Abrede stellen zu müssen.

Den prononcirtesten Standpunkt hat auch in dieser Beziehung Weismann eingenommen, welcher sich das Verdienst erworben hat, die Discussion über das Vererbungsproblem wieder in lebhaften Fluss gebracht, viele Fragen schärfer formulirt und dabei auch manches alte Vorurtheil beseitigt zu haben. Die Vererbung erworbener Eigenschaften sucht er als eine unmögliche Annahme darzustellen, weil er sich keinen Mechanismus denken kann, durch welchen sich Zustände anderer Körpertheile und Veränderungen den Keimzellen derart mittheilen sollten, dass die Substanz des Keimes „correspondirend verändert würde“; ausserdem aber sieht er sich auch noch „durch eine Reihe grosser Gruppen von Thatsachen verhindert, eine derartige Vererbung als wirklich vorkommend anzunehmen“.

Indem Weismann der Anpassung der Organismen an äussere Verhältnisse keinen Einfluss auf das Zustandekommen neuer Artcharaktere einräumt, weil die während des individuellen Lebens erworbenen Eigenthümlichkeiten seiner Meinung nach nicht auf den Keim übertragbar sind, muss er nothwendiger Weise zu der Annahme geführt werden, dass neue Artcharaktere direct vom Keim aus bewirkt werden. Auf diesen Standpunkt ist in der That auch Weismann immer mehr geführt worden, bis er ihn zuletzt in seinen Schriften „Die Allmacht der Naturzüchtung“ und „Ueber Germinalselection“ in aller Consequenz durchgeführt hat. In ihnen sucht er alle Veränderungen in der Organismenwelt durch zufällige Keimesvariation und durch Naturzüchtung zu erklären.

Weismann's Ansichten haben auf vielen Seiten Beifall gefunden, und es gibt nicht Wenige, welche die Uebertragbarkeit erworbener Charaktere als eine wissenschaftlich unhaltbar gewordene Lehre betrachten.

„Für denjenigen, der sich die Grösse des Räthsels der angeblichen Uebertragung von Veränderungen des Personaltheils auf den Germinaltheil vorgestellt hat," bemerkt Roux, „ist die von Weismann sorgfältig begründete und neben ihm auch von Anderen angebahnte Theorie von der Continuität des Keimplasmas die Erlösung von einem auf unserem Erkenntnissvermögen lastenden Alp, die Befreiung von zwei der schwierigsten entwicklungsmechanischen Probleme, von Problemen, welche schwerer lösbar erscheinen als das der Entstehung des Zweckmässigen ohne zweckthätiges Wirken. Als nach Erkenntniss strebende Wesen werden wir dringend wünschen, dass sich dieses Fundament von der Theorie der Continuität des Keimplasmas immer mehr bewahrheiten möge."

Auch in dieser Hinsicht ist unser Standpunkt ein entgegengesetzter. Wie Darwin und Spencer, Virchow, Haeckel, Hering, Nägeli u. A. halten wir an der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften, an ihrer Uebertragbarkeit auf den Keim fest. Ohne ihre Annahme würde in der Continuität des organischen Entwicklungsprocesses eine Lücke entstehen; es würde ein nothwendiges Glied in unserer Theorie der Biogenesis fehlen, wir würden auf eines der wichtigsten Erklärungsprincipien für die Entwicklung der Organismenwelt verzichten.

Hiermit wollen wir natürlich keineswegs Alles gutheissen, was in der Literatur über Vererbung erworbener Eigenschaften geschrieben ist, und wir sind der Meinung von Weismann, dass die Angaben von Vererbung von Verstümmlungen, zufälligen Verletzungen, dieser und jener Krankheit theils irrthümlich sind, theils mit der grössten Skepsis beurtheilt werden müssen.

Man hat gegen die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften als Grund vorgebracht, dass die Uebertragung von Veränderungen des „Personaltheiles" auf den „Germinaltheil" mechanisch nicht vorstellbar sei. Wir geben zu, dass die Erklärung der Uebertragung zu den schwierigsten Problemen gehört, müssen aber dabei gleichzeitig hervorheben, dass diese Schwierigkeit nicht minder für den umgekehrten Process besteht, für die Entfaltung der in der Erbmasse der Zelle gegebenen unsichtbaren Anlagen zu den sichtbaren Eigenschaften des Personaltheiles. Denn kann sich etwa Jemand „mechanisch" vorstellen, wie es das Idioplasma oder der Keim anfängt, dass sich aus ihm ein Auge oder ein Hirn mit seinen millionenfach verschlungenen Nervenbahnen, für einen erst später zu erfüllenden Zweck auf das Beste im Voraus angepasst, bildet?

Wir sind im einen wie im anderen Fall noch weit davon entfernt, in die innere Werkstatt der Natur hineinzusehen, und müssen uns hier wie dort bescheiden, wenn es uns gelingt, ein wenig den Schleier zu lüften.

Es kann im Folgenden nicht meine Aufgabe sein, das schwierige Problem eingehender zu erörtern; denn Experimente, welche die Vererbbarkeit erworbener Charaktere gleichsam ad oculos demonstriren, fehlen uns noch. Da aber das Thema in letzter Zeit wieder vielfach verhandelt worden ist und mit allen Fragen der Theorie der Biogenesis so innig verwebt ist, kann ich es auch nicht ganz mit Stillschweigen

übergehen, sondern muss wenigstens in aller Kürze meinen Standpunkt darzulegen versuchen. Zum grossen Theil freilich wird es mehr ein Hervorheben von dem sein, was schon von anderen Seiten darüber in treffender Weise gesagt worden ist.

Analysiren wir zuerst im Allgemeinen den Vorgang, wie er sich bei der Uebertragung erworbener Eigenschaften vollziehen muss.

Zunächst müssen äussere Ursachen in einem Organismus eine Veränderung bewirken. Die Veränderung muss von Dauer sein, sie darf nicht, wie es bei Veränderungen im Organismus so häufig der Fall ist, beim Aufhören der Ursache wieder in den früheren Zustand zurückfallen.

Sie muss ferner an derjenigen Substanz in der Zelle eingetreten sein, welche wir als ihre Erbmasse (Idioplasma) bezeichnet haben. Dann erst hat die Zelle durch äussere Ursachen eine neue Anlage erworben, welche sie befähigt, gegen früher in veränderter Weise zu wirken, so oft die Anlage im Lebensprocess der Zelle als innere Ursache in Kraft tritt. Da die neu erworbene Anlage von Dauer ist, muss sie bei jeder Vermehrung durch Theilung auf die Tochterzellen mit übertragen werden.

An diesem Vorgang haftet, wenn wir ihn in seine einfachsten Elemente zerlegen, nichts Wunderbares, und er ist jedenfalls nicht unverständlicher als jeder andere als Ursache und Wirkung sich im Bereich des Organischen abspielende Vorgang. Durch einige Beispiele lässt er sich noch begreiflicher machen.

Wie im ersten Theil beschrieben wurde (Seite 83), zeichnen sich Algenschwärmer durch ihre Lichtempfindlichkeit (Phototaxis) aus; zugleich wurde angeführt, dass durch äussere Ursachen, wie durch andauernde starke Belichtung oder durch andauernde hohe Temperatur, sich ihre Lichtempfindlichkeit verändern lässt (S. 84). Es müssen daher wohl materielle Veränderungen in den Algenschwärmern eingetreten sein, welche der Grund ihrer jetzt veränderten Reaction gegen den Lichtstrahl sind. Wenn sich nun solche Algenschwärmer in dem veränderten Zustand theilen würden, so würde gewiss sich Niemand wundern, wenn auch ihre Nachkommen eine andere Lichtstimmung zeigen würden.

Ein anderes Beispiel geben uns die Bakterien. Wie durch Pasteur und Andere experimentell festgestellt ist, können virulente Bakterienarten, wie der Milzbrandbacillus, die Mikroorganismen der Hühnercholera etc., ihre giftigen Eigenschaften verlieren, wenn sie unter aussergewöhnlichen Bedingungen, in besonderen Nährlösungen oder bei hoher Temperatur, gezüchtet werden.

Die so durch äussere Eingriffe neu erworbenen Eigenschaften haften in manchen Fällen den Bakterien so fest an, dass sie dieselben nicht nur für ihre eigene Lebensdauer bewahren, sondern auch auf ihre Nachkommen übertragen. Es müssen also auch hier wieder materielle Veränderungen in ihnen eingetreten sein, die erblich sind, so dass man von einer neuen, künstlich erzeugten „physiologischen Varietät“ des Milzbrandbacillus etc. sprechen kann. Die Varietät behält auch ihre Eigenschaft in vielen Generationen bei, wenn die abnormen Zuchtbedingungen schon längst aufgehört haben, z. B. wenn sie sich in einem für Milzbrand sonst empfänglichen Versuchsthier entwickelt; sie kann dann sogar dieses gegen die virulente Varietät immun machen.

Wie hier für einzellige, so ist auch für höhere Organismen die Vererbung erworbener Eigenschaften — allerdings in einfachen Fällen — experimentell nachgewiesen. Ich meine die Vererbung erworbener Immunität.

Tizzoni hat durch eine Reihe von Züchtungsversuchen nachgewiesen, dass tetanusfeste Mäuse oder hundswuthfeste Kaninchen ihre gegen den Tetanuserreger, resp. das Hundswuthgift erworbene Immunität auch auf ihre Nachkommen als Erbe mit übertragen. Behring hat Aehnliches für Diphtheritis gefunden. Besonders interessant sind aber die Experimente von Ehrlich über die Wirkung von Ricin und Abrin bei Mäusen.

Ricin und Abrin wirken schon in kleinsten Dosen bei Mäusen als starkes Gift. Mit der Nahrung aufgenommen, rufen sie im Darm eine starke Entzündung und dadurch den Tod hervor. Indessen können durch längere Zeit fortgesetzte Verabreichung kleinster Dosen und durch ihre allmähliche Steigerung die Mäuse gegen die Giftwirkung so unempfindlich werden, dass sie jetzt selbst grössere Gaben, welche bei anderen Mäusen rasch den Tod herbeiführen, anstandslos vertragen. Sie sind ricin- oder abrinfest geworden, sie haben gegen die Giftwirkung des Ricin und Abrin einen gewissen Grad von Immunität erworben.

Die Ricinfestigkeit — und das interessirt uns hier besonders — ist eine neu erworbene Eigenschaft nicht nur von den Wandungen des Darmkanals, mit welchem das Ricin direct in Berührung gekommen ist, sondern vom ganzen Körper. Auf zwei verschiedenen Wegen lässt sich dies leicht feststellen.

Der eine Weg ist die subcutane Einverleibung des Mittels. Während sonst schon $^1/_{200\,000}$ Lösung bei der Maus sicher tödtlich wirkt, werden jetzt $^1/_{1000}$ bis $^1/_{500}$, in seltenen Fällen sogar $^1/_{250}$ vertragen.

Der zweite Weg ist die Behandlung der Conjunctiva des Auges mit Ricinlösungen. Bei gewöhnlichen Thieren erzeugt schon eine 0.5 bis 1.0 % Lösung eine intensive Entzündung der Conjunctiva, welche sich schliesslich zu einer Panophthalmitis steigern und den Untergang des ganzen Auges zur Folge haben kann. Bei Mäusen dagegen, welche während längerer Zeit mit kleinen Dosen von Ricin gefüttert worden sind, reagirt die Augenschleimhaut selbst gegen eine mit 10 % Kochsalzlösung hergestellte Ricinpaste nicht mehr. Durch die Verfütterung kleiner Ricindosen ist, wie Ehrlich sich ausdrückt, „eine absolute Immunität localer Natur“ der sonst so sehr empfindlichen Conjunctiva des Auges hervorgerufen worden.

Ein Mittel also, welches zunächst nur auf die Darmwand einwirkte, hat, wie im ganzen Körper, so auch am Auge Veränderungen im Zustand der Gewebe und Zellen hervorgerufen. Ihre Ricinfestigkeit ist nach meiner Ansicht (siehe Zusatz 1) in der Weise zu erklären, dass von den Darmwandungen aus der giftige Eiweisskörper resorbirt wird und in kleinen Dosen durch die Körpersäfte überall hin vertheilt wird. So erfahren schliesslich alle Zellen des Körpers die Einwirkung des Ricins in refracta dosi, passen sich durch Gegenwirkung dem Gifte an und werden „ricinfest“.

Ehrlich hat im Verfolg seiner Experimente auch die wichtige und sich sofort aufdrängende Frage geprüft, ob die gegen Ricin erworbene Immunität seiner Versuchsthiere sich durch Vermittlung von Ei und Samen auf ihre Nachkommen vererben lässt.

Samenfäden und Eier zeigten hierbei ein verschiedenes Verhalten. Denn als Männchen von hoher Ricin- resp. Abrinfestigkeit mit einem normalen Weibchen gepaart wurden, liess sich an der Nachkommenschaft keine Spur von Immunität gegen das Gift nachweisen. Das Idioplasma der Samenfäden ist also nicht fähig, die vom Vater erworbene Giftfestigkeit auf die Nachkommenschaft zu übertragen.

Ganz anders war der Erfolg, als Weibchen, die gegen Abrin, resp. Ricin gefestigt waren, mit normalen Männchen gepaart wurden. Die Nachkommenschaft erwies sich selbst 6—8 Wochen nach der Geburt noch ausnahmlos als ricinfest.

Das zwischen Ei und Samen zu Tage tretende verschiedene Verhalten möchte ich mir in der Weise erklären, dass das in den Säften kreisende Gift bei der kurzen Dauer der Versuche nur auf das Ernährungsplasma der Zellen eingewirkt hat. Das Idioplasma dagegen als die stabilere und überhaupt den directen Eingriffen der Aussenwelt weniger ausgesetzte Substanz ist noch unverändert geblieben. Es können daher wohl die protoplasmareichen Eier die Giftfestigkeit durch ihr abgeändertes Protoplasma den aus ihnen hervorgehenden Embryonalzellen übertragen, nicht aber die Samenfäden, die nur durch ihre Kernsubstanz beim Befruchtungsprocess wirken.

Ueberhaupt ist bei der Beurtheilung der von Ehrlich angestellten Experimente im Auge zu behalten, dass die von ihm erzielte Ricinfestigkeit nur von kurzer Dauer ist; sie ist noch keine absolute geworden, das heisst, die Widerstandsfähigkeit der Zellen gegen das Gift ist noch kein bleibender Erwerb, noch keine Anlage ihres Idioplasmas geworden. Um dies zu erreichen, müsste wohl der ganze Stoffwechsel der Zellen in einer über längere Zeiträume sich erstreckenden Weise gleichmässig von der giftigen Substanz beeinflusst werden.

Die Gegner der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften werden in derartigen Fällen den Sachverhalt zugeben, aber einwerfen, dass diese Fälle erklärbar seien, weil bei ihnen doch offenbar eine directe Wirkung des in die Säftemasse des Körpers aufgenommenen Ricins auf die Geschlechtsproducte vorliege, dass es sich wahrscheinlich mit der Vererbung erworbener Immunität ähnlich verhalten werde; dagegen liege keine Uebertragung von Eigenschaften des Personaltheils auf den Germinaltheil vor, was doch das bei der Vererbungsfrage Ausschlaggebende und das zu Erklärende sei.

Der Einwurf wird zunächst Vielen als ein berechtigter erscheinen; denn er erweckt den Anschein, als ob hier ein principieller Unterschied vorliege. Nach unserer Meinung ist dies aber nicht der Fall; sondern es handelt sich nur um einen Unterschied zwischen einem Einfacheren und einem Complicirteren. Lassen wir nur einmal die ganze Unterscheidung zwischen einem Personaltheil und einem Germinaltheil, auf welchen von dem ersteren seine Eigenschaften übertragen werden sollen, ganz weg; denn sie ist für die Vererbungsfrage, wie sie nach der Theorie der Biogenesis liegt, sowohl überflüssig, als auch erschwert sie die Verständigung.

Gehen wir vielmehr von der Auffassung aus, dass der Organismus in seiner Totalität eine physiologische Lebenseinheit und als solche bei der Vererbungsfrage zu beurtheilen ist.

Dann können wir sagen: durch das in den Körper eingeführte Ricin ist der Gesammtzustand des Organismus verändert worden. Indem jedes Gewebe, jede Zelle die Ricinwirkung oder bei Krank-

heiten die Wirkung des specifischen Krankheitserregers erfahren hat, hat der Organismus eine neue Eigenschaft, die Immunität gegen gewisse Einwirkungen, erhalten, und er vererbt das Neuerworbene, sobald es ein Gemeingut aller Zellen, die Geschlechtszellen nicht ausgenommen, geworden ist.

Würde eine Pflanze oder ein niedriger stehendes Thier in derselben Weise eine neue Eigenschaft als Gemeingut aller seiner Zellen erworben haben, so würde die Vererbung, wie durch die Geschlechtsproducte, so auch auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospen, Stecklinge, Ableger, mit einem Worte, durch selbständig werdende Stücke jedes Körpertheiles erfolgen können.

Wie nun die Zelle das Ricin empfindet und eine materielle, bleibende Veränderung erfährt, die als Ricinfestigkeit vererbt wird, so, meine ich, steht jede Zelle auch unter der Wirkung des Gesammtzustandes des Körpers und erfährt in der Substanz, welche hierfür besonders aufnahmefähig ist, in ihrem Idioplasma oder der Erbmasse, materielle Veränderungen, welche der Ursache als Wirkung entsprechen, wie in den Körperzellen so auch in den Geschlechtsproducten.

In dem Organismus als einer physiologischen Lebenseinheit müssen sich die Wirkungen aller einzelnen Organe, aller Gewebe und Zellen schliesslich zu einer complicirten Gesammtwirkung vereinigen, welche den Gesammtzustand des Organismus bedingt, der von jedem einzelnen Theil empfunden wird, und, soweit es zu einer dauernden Veränderung im Idioplasma kommt, zu einer neuerworbenen Eigenschaft geworden ist.

In besonderen Abschnitten (S. 33) haben wir früher die Mittel und Wege besprochen, auf denen Einwirkungen aller Theile des Körpers auf einander erfolgen können, die Säfte, in welche alle Zellen ihre Stoffe abgeben, und aus welchen sie Stoffe aufnehmen, die Protoplasmabrücken, die Zelle mit Zelle verbinden, und die zahllosen Nervenbahnen. Wir haben in anderen Abschnitten gesehen, wie durch solche Mittel und Wege die Organe in allseitiger Fühlung (Correlation) unter einander stehen und sich auch Einwirkungen der Aussenwelt mittheilen.

Gleichwohl müssen wir sagen, dass wir in Wirklichkeit von allen den complicirten Processen, von dem ganzen Kraftwechsel oder der Dynamik eines vielzelligen Organismus so gut wie nichts wissen.

Auf unorganischem Gebiete sind wir in unserm Jahrhundert mit den wunderbarsten Kraftübertragungen und Energieumwandlungen bekannt geworden. Von einem Welttheil zum andern können wir vermittelst eines dünnen Kupferdrahtes in Blitzeseile unsere Gedanken mittheilen; mittelst des Telephons kann das in Berlin gesprochene Wort in Wien gehört werden; sogar durch das blosse Medium der Luft ist bei geeigneter Vorrichtung eine Telegraphie ohne Draht auf Entfernung von Stunden möglich. Auf einer chemisch hergerichteten Glasplatte hinterlassen die complicirtesten Gegenstände — und, wie lange wird es dauern, selbst in ihren verschiedenen Farbennuancen — naturgetreu ihre Spuren als Bild. Von einer sinnreich präparirten Wachsplatte lässt sich das Lied einer Sängerin beliebig oft und noch nach Jahren durch den Phonographen reproduciren.

Wenn wir so sehen, wie durch relativ einfache Stoffe der unorganischen Natur, durch einen Kupferdraht, eine chemisch präparirte Glasplatte, eine Wachstafel die complicirtesten Zustände — ein Concertstück, ein Lied einer Sängerin, eine Landschaft, eine menschliche Figur mit ihrem Gesichtsausdruck entweder bloss übermittelt (Telephon) oder dauernd festgehalten und in letzterem Fall durch geeignete Vorkehrungen beliebig oft reproducirt werden können (Phonograph, photographische Platte), so dürfen wir wohl ähnliche Vermögen, nur noch höher und feiner ausgebildet, auch bei der am höchsten organisirten Substanz der Natur, dem lebendigen Organismus der Zelle, voraussetzen.

Unsere Ansicht lässt sich demnach in die These zusammenfassen: Veränderungen, die im Gesammtzustand eines Organismus durch Abänderung dieser oder jener Function während des individuellen Lebens eintreten, rufen, wenn sie von Dauer sind, auch in den einzelnen Zellen des Organismus Veränderungen hervor, besonders in jener Substanz, welche wir als die Trägerin der Arteigenschaften bezeichnet haben. Zustände des zusammengesetzten Organismus werden so in Arteigenschaften der Zelle, in ein anderes materielles System, umgesetzt. Die Erbmasse des Organismus wird um ein neues Glied, eine neue Anlage bereichert, welche bei der Entwicklung der nächsten Generation sich wieder manifestirt, indem das neu entstehende Individuum jetzt schon „vom Keim aus“ oder aus inneren Ursachen die von den Eltern im individuellen Leben, im Verkehr mit der Aussenwelt, erworbenen Eigenschaften mehr oder minder reproducirt.

In ähnlicher Weise haben sich schon andere das Vererbungsproblem discutirende Forscher ausgesprochen, so besonders Spencer, dessen Schlussfolgerungen ich mit seinen eigenen Worten wiedergebe:

„Es ist nicht a priori einleuchtend, dass auch Abänderungen der Structur, welche durch Abänderungen der Functionen erzeugt wurden, auf die Nachkommenschaft übertragen werden müssen. Es ergibt sich nicht von selbst, dass Veränderung in der Form eines Theils, verursacht durch veränderte Thätigkeit desselben, zugleich eine solche Veränderung in den physiologischen Einheiten des gesammten Organismus hervorrufen müsse, dass diese, wenn Gruppen derselben in Gestalt von Reproductionsmitteln abgeworfen werden, sich zu einem Organismus entfalten, bei dem dieser betreffende Theil eine ähnlich abgeänderte Form zeigt.“

„In der That sahen wir bei der Besprechung der Anpassung, dass ein durch Zunahme oder Abnahme der Function verändertes Organ nur langsam eine solche Rückwirkung auf das gesammte System ausüben kann, dass jene correlativen Veränderungen sich einstellen, die nöthig sind, um einen neuen Gleichgewichtszustand zu erzeugen; und doch können wir erst dann, wenn ein solcher neuer Gleichgewichtszustand hergestellt ist, erwarten, dass derselbe in den umgewandelten physiologischen Einheiten, aus welchen sich der Organismus aufbaut, vollständig seinen Ausdruck finde; — nur dann können wir eine vollständige Uebertragung dieser Abänderungen auf die Nachkommen mit Sicherheit voraussetzen.“

„Nichtsdestoweniger ergibt es sich als Deduction — oder wenigstens als allgemeine Folgerung — aus ersten Principien, dass Veränderungen der Structur, welche durch Veränderungen der Thätigkeit verursacht wurden, ebenfalls, wenn auch nur sehr verwischt, von einer Generation auf die andere übertragen werden müssen. — Denn wenn ein Organismus *A* durch irgend eine besondere Gewohnheit oder Lebensbedingung zur Form *A'* umgewandelt worden ist, so folgt daraus unvermeidlich, dass alle Functionen von *A'* mit Einschluss der Zeugungsfunction in gewissem Grade von den Functionen von *A* verschieden sein müssen."

„Wenn ein Organismus nichts Anderes ist als eine Combination rhythmisch thätiger Theile in beweglichem Gleichgewicht, so ist es unmöglich, die Thätigkeit und den Bau irgend eines Theiles abzuändern, ohne Aenderungen der Thätigkeit und des Baues im ganzen Organismus hervorzurufen, genau so, wie kein Glied des Sonnensystems hinsichtlich seiner Bewegung oder seiner Masse verändert werden könnte, ohne dass damit eine durch das ganze Sonnensystem hindurch sich erstreckende neue Anordnung verursacht würde. Und wenn der Organismus *A* bei seinem Uebergang zu *A'* in allen seinen Functionen verändert worden sein muss, dann kann auch die Nachkommenschaft von *A'* nicht dieselbe sein, die sie sein würde, hätte ihr Erzeuger die Form *A* beibehalten. Es hiesse das Fortbestehen der Kraft in Abrede stellen, wenn man behaupten wollte, dass *A* sich in *A'* verwandeln und doch noch eine Nachkommenschaft erzeugen könne, welche genau derjenigen gleich wäre, die er ohne diese Veränderung erhalten haben würde. Dass aber die Veränderung in der Nachkommenschaft unter sonst gleichen Umständen nach derselben Richtung hin stattfinden muss wie die Veränderung in dem Erzeuger, können wir im Allgemeinen schon aus der Thatsache erschliessen, dass die in das System des Erzeugers eingeführte Veränderung nach einem neuen Gleichgewichtszustande hinstrebt, dass sie also die Thätigkeit aller Organe mit Einschluss der Zeugungsorgane in Uebereinstimmung mit diesen neuen Thätigkeiten bringen muss."

„Oder um die Frage auf ihre letzte und einfachste Form zurückzuführen, können wir sagen, dass ebenso wie die physiologischen Einheiten ihrerseits in Folge ihrer speciellen polaren Kräfte sich zu einem Organismus von speciellem Bau zusammenordnen, so auch andererseits die Umgestaltung, welche der Bau dieses Organismus durch veränderte Function erfahren hat, irgend eine entsprechende Umgestaltung im Bau und in den Polaritäten seiner Einheiten erzeugen wird. Die Einheiten und ihre Aggregate müssen auf einander einwirken und zurückwirken. Die von jeder Einheit auf das Aggregat und von dem Aggregat auf jede Einheit ausgeübten Kräfte müssen stets einem Gleichgewichtszustande zustreben. Wenn keine Störung eintritt, so werden die Einheiten das Aggregat in einer Form herstellen, welche ein Gleichgewicht zwischen ihren vorher schon bestehenden Polaritäten ermöglicht. Wird umgekehrt das Aggregat durch einwirkende Kräfte veranlasst, eine neue Form anzunehmen, so müssen seine Kräfte danach streben, die Einheiten

im Einklange mit dieser neuen Form umzugestalten. Und wenn wir sagen, dass die physiologischen Einheiten in irgend welchem Grade so umgestaltet sind, dass ihre polaren Kräfte mit den Kräften des umgewandelten Aggregats in's Gleichgewicht gebracht sind, so ist damit zugleich gesagt, dass diese Einheiten, wenn sie in Gestalt von Reproductionscentren sich absondern, das Bestreben zeigen werden, sich zu einem Aggregate aufzubauen, welches in derselben Richtung umgeändert ist."

Mit den Eigenschaften, welche H. Spencer seinen hypothetisch angenommenen physiologischen Einheiten beilegt, ist nach der Theorie der Biogenesis die Substanz ausgestattet, welche Träger der Arteigenschaften (Idioplasma) ist und als Erbmasse in jeder Zelle des vielzelligen Organismus eingeschlossen ist.

H. Spencer's physiologischen Einheiten entsprechen somit unsere Artzellen, insofern sie Träger der Erbmasse sind. (Siehe Zusatz 2.)

Nach der Theorie der Biogenesis haben wir der Zelle das Vermögen zugeschrieben, Zustände des übergeordneten Organismus, dessen anatomische Elementar-Einheit sie ist, durch materielle Veränderungen ihres Idioplasmas festzuhalten, also in ihr materielles System, wenn man den Vergleich gestatten will, gewissermaassen ein Bild des aus anderen Bestandtheilen (Zellen und Zellproducten) aufgebauten materiellen Systems des Körpers aufzunehmen und letzteres beim Entwicklungsprocess dann wieder aus inneren Ursachen zu reproduciren.

Ein derartiges Vermögen bietet in mancher Hinsicht eine entfernte Analogie zu dem Vermögen der Hirnsubstanz, Zustände der Aussenwelt, die ihr durch die Sinnesorgane in Bildern, Klängen und anderen Empfindungen zugetragen werden, in das ihr eigene materielle System aufzunehmen und durch Zeichen in sich festzuhalten, durch welche sie unter der Schwelle des Bewusstseins kürzere oder längere Zeit in uns fortbestehen, bis sie gelegentlich entweder durch äusseren Anstoss oder aus inneren Ursachen wieder reproducirt werden, als Erinnerungsbilder auftauchen und complicirten psychophysischen Processen mit als Material dienen.

Damit betreten wir ein Gebiet, auf welchem wir uns an den äussersten Grenzen der Naturwissenschaft bewegen, zugleich aber auch ein Gebiet, auf welchem wir den verwandten Anschauungen so ausgezeichneter Physiologen wie Fechner und Hering begegnen.

Beide Forscher haben die Analogie, welche sich zwischen dem Vermögen des Gedächtnisses und der Vererbung erkennen lässt, bereits in so trefflicher Weise auseinander gesetzt, dass ich im Folgenden nichts Besseres thun kann, als mich mehr oder minder ihrer eigenen Worte zu bedienen.

Fechner lässt nach dem von ihm aufgestellten **Functionsprincip** die psychophysischen Processe mit materiellen Veränderungen der Hirnsubstanz einhergehen. In den näheren Erläuterungen hierzu bemerkt er:

„Was bei der Ansicht, dass die Erinnerungsbilder so gut psychophysisch fundirt sind als die Anschauungsbilder, am schwierigsten erscheinen kann, ist die Möglichkeit, so zahllose Dinge im Gedächtnisse zu behalten und in Erinnerung zu produciren. Aber sie ist nicht wunderbarer als die doch thatsächlich bestehende physisch begründete

Möglichkeit, die Fertigkeit zu den verschiedensten Hantierungen in derselben Hand zu vereinigen und wechselnd in Ausübung zu bringen. Auch darf man nicht vergessen, dass das Erinnerungsvermögen, so unbeschränkt es in gewissem Sinne ist, so beschränkt von anderer Seite ist. Es unterliegt Gesetzen der Association, welche die Verbindung und Folge der Erinnerungen regeln, und ebenso wie verwandte Fertigkeiten der Hand sich unterstützen und disparate stören können, ist es mit den Erinnerungen der Fall."

„Sich den psychophysischen Mechanismus oder die organische Einrichtung auszumalen, mittelst deren die Leistungen, welche das Erinnerungsvermögen fordert, wirklich vollziehbar sind, wäre natürlich sehr voreilig, solange wir noch kaum eine Ahnung über das Princip der Nervenwirkung überhaupt und mithin über die Weise, wie es dabei zu verrechnen wäre, haben. So viel lässt sich nur ganz im Allgemeinen sagen, dass der Mechanismus ein, wenn nicht im Princip, aber in den aufgewandten Mitteln ungeheuer complicirter und nicht fester, sondern veränderlicher, entwicklungsfähiger sein müsse. Diesen Bedingungen sehen wir entsprochen, und viel mehr ist für jetzt nicht zu verlangen. Doch lässt sich noch Einiges erläuternd zufügen."

„Die Nachklänge unserer Anschauungen in den Nachbildern haben an sich einen gesetzmässigen, periodischen Ablauf; die Erscheinungen des Sinnesgedächtnisses führen periodisch, wenn auch in unregelmässigen Perioden, selbst nach längerer Zeit noch Gestalten und Bewegungen ganz unwillkürlich in die Erscheinung zurück und würden es unstreitig viel mehr thun, wenn nicht theils neue Eindrücke, theils die Zusammensetzung mit den alten den deutlichen Hervortritt einzelner periodischer Erscheinungen in diesem wogenden Meere bloss auf die Folgen sehr intensiver, oft wiederholter Eindrücke beschränkte. Es besteht aber doch hiernach factisch in uns das Princip einer freiwilligen, periodischen inneren Wiederholung nicht nur einzelner Bewegungen, sondern selbst Bewegungsfolgen, welche durch sinnliche Einwirkungen in uns erregt wurden, gleichviel worauf es beruhe, will man anders nicht schon die sinnlichen Phänomene von der physischen Unterlage loslösen; und so ist kein Hinderniss, zu glauben, dass dies Princip auch als eine der psychophysischen Grundlagen unseres Erinnerungsvermögens eine grosse Rolle spiele. Ausserdem lässt sich voraussetzen, dass das Princip der ungestörten Existenz und Superposition kleiner Schwingungen und die damit zusammenhängenden Principien der Interferenz und ungestörten Durchkreuzung von Wellen bei den sich kreuzenden, sich mit einander zusammensetzenden, sich zeitweise ins Unbewusstsein herabdrückenden und wieder daraus hervortretenden Erinnerungen nicht ausser Spiel sein werden."

„Wenn wir sehen, wie alle physikalischen Hilfsmittel aufgeboten sind, das Auge und Ohr für die Aufnahme gesonderter Sinneseindrücke zu befähigen, so kann man es zwar bequemer finden, die Aufbewahrung und Wiederholung derselben als ein der Seele ohne alle äusseren Hilfsmittel zukommendes Vermögen anzusehen, aber es auch hiergegen nur consequent finden, wenn man dieselbe an eine noch tiefer gehende Verwendung der physikalischen Principien und Hilfsmittel geknüpft glaubt, womit man nicht sowohl das Geistige herabsetzt, als die Natur heraufhebt" etc.

„Wenn die Erinnerungsbilder, Phantasiebilder und das Denken begleitenden Schemata alle noch psychophysisch fundirt sind, so ist es auch das Denken selbst, indem jeder andere Stoff und Gang des Denkens ein anderes Material und eine andere Verknüpfungsweise der Schemata voraussetzt, ohne die überhaupt kein Denken stattfinden kann, wie eine andere Melodie und Harmonie nicht ohne andere Töne und eine andere Verbindungsweise der Töne sein kann. Nun gewährt ein Klavier in seiner verhältnissmässig geringen Zahl festliegender Tasten doch die Möglichkeit, die allerverschiedensten Melodieen und Harmonieen auszuführen, und so vielerlei und so hohe Gedanken der Mensch fassen mag, 25 Buchstaben reichen hin, sie auszudrücken: es kommt beide Male nur auf die Verbindung und die Folge an, in der die Buchstaben oder Tasten durchlaufen werden. Das Gehirn in seinen zahllosen, in verschiedener Weise thätigen Fibern aber enthält in dieser Hinsicht unvergleichlich reichere Mittel; also kann auch kein Hinderniss sein, ihm mindestens ebenso grosse Leistungen innerlich zuzutrauen, als wir äusserlich mittelst derselben ausführen."

Dieselbe Vorstellung, die hier Fechner vom psychophysischen Substrat des Gedächtnisses, haben Nägeli und ich von der Beschaffenheit des Idioplasmas entwickelt; hier wie dort wird eine organische Einrichtung angenommen mit einem Mechanismus, der ungeheuer complicirt und nicht fest, sondern veränderlich und entwicklungsfähig ist. Wie von Fechner, so wird von Nägeli und mir an die Art und Weise erinnert, wie durch die beschränkte Anzahl von Tasten eines Klaviers oder durch die 25 Buchstaben des Alphabets allein durch verschiedenartige Zusammenordnung und Aufeinanderfolge die verschiedenartigsten Harmonieen und Gedankenfolgen zum Ausdruck gebracht werden können.

Noch mehr aber werden verwandte Gedankenreihen angeschlagen in dem Vortrag von Hering: „Ueber das Gedächtniss als eine allgemeine Function der organisirten Materie."

Wie Fechner betrachtet Hering „die Phänomene des Bewusstseins als Functionen der materiellen Veränderungen der organischen Substanz und umgekehrt". Wenn wir daher an uns beobachten, wie eine Vorstellung die andere auslöst, wie an die Empfindung die Vorstellung, an diese der Wille anknüpft, wie Gefühle und Gedanken sich in einander weben, so wird der Physiologe entsprechende Reihen materieller Processe anzunehmen haben, welche einander auslösen, sich mit einander verknüpfen und in ihrer materiellen Weise das ganze Getriebe des bewussten Lebens nach dem Gesetze des functionellen Zusammenhanges zwischen Materie und Bewusstsein begleiten. Hering bezeichnet daher „als ein Grundvermögen der organisirten Materie ihr Gedächtniss oder ihr Reproductionsvermögen".

„Ganze Gruppen von Eindrücken, welche unser Gehirn durch die Sinnesorgane empfangen hat, können in ihm lange Zeit gleichsam ruhend und unter der Schwelle des Bewusstseins aufbewahrt werden, um bei Gelegenheit, nach Raum und Zeit richtig geordnet, mit solcher Lebendigkeit reproducirt zu werden, dass sie uns die Wirklichkeit dessen vortäuschen könnten, was schon längst nicht mehr gegenwärtig ist."

„Dies zeigt uns in schlagender Weise, dass, wenn auch die bewusste Empfindung und Wahrnehmung bereits längst erloschen ist, doch in unserem Nervensystem eine materielle Spur zurückbleibt, eine Ver-

änderung des molecularen oder atomistischen Gefüges, durch welche die Nervensubstanz befähigt wird, jene psychischen Processe zu reproduciren, mit denen zugleich der entsprechende physische Process, d. h. die Empfindung und Wahrnehmung, gesetzt ist." „Es dauert fort eine besondere Stimmung der Nervensubstanz, vermöge deren sie den Klang, den sie gestern gab, auch heute wieder ertönen lässt, wenn sie nur richtig angeschlagen wird."

„So reihen sich fortwährend zahllose Reproductionen organischer Processe unserer Hirnsubstanz gesetzmässig an einander, indem der eine als Reiz den anderen auslöst."

„Die Nervensubstanz bewahrt treu die Erinnerung der oft geübten Verrichtungen; alle zur Herstellung der richtigen Wahrnehmung nöthigen Processe, die einst langsam und schwierig unter fortwährender Theilnahme des Bewusstseins erfolgten, reproducirt sie jetzt, aber flüchtig, in abgekürzter Weise und ohne solche Dauer und Intensität, dass jedes einzelne Glied über die Schwelle des Bewusstseins gerückt würde."

Ein ähnliches Vermögen des Gedächtnisses und der Reproduction wie der Nervensubstanz ist Hering geneigt auch der organischen Substanz zuzuerkennen, welche die Grundlage für die Entwicklung eines Organismus bildet; ja er findet sogar, dass uns die Macht des Gedächtnisses der organisirten Materie auf diesem Gebiete am gewaltigsten entgegentrete. Er entwickelt seinen Gedanken in folgender Weise:

„Wir sind auf Grund zahlreicher Thatsachen zu der Annahme berechtigt, dass auch solche Eigenschaften eines Organismus sich auf seine Nachkommen übertragen können, welche er selbst nicht ererbt, sondern erst unter den besonderen Verhältnissen, unter denen er lebte, sich angeeignet hat, und dass in Folge dessen jedes organische Wesen dem Keime, der sich von ihm trennt, ein kleines Erbe mitgibt, welches im individuellen Leben des mütterlichen Organismus erworben, und hinzugelegt wurde zum grossen Erbgute des ganzen Geschlechts."

„Wenn man bedenkt, dass es sich hierbei um Forterbung von erworbenen Eigenschaften handelt, die an den verschiedensten Organen des Mutterwesens zur Entwicklung kamen, so muss zunächst in hohem Grade räthselhaft erscheinen, wie diese Organe auf den Keim, der an entfernter Stelle sich entwickelte, irgend welchen Einfluss nehmen konnten; und deshalb haben gerade in die Erörterung dieser Frage allerlei mystische Ansichten sich eingedrängt."

Um den Vorgang dem physiologischen Verständniss näher zu rücken, weist Hering darauf hin, dass vermittelst des Zusammenhanges durch das Nervensystem sich alle Organe unter einander in einer mehr oder weniger grossen gegenseitigen Abhängigkeit befinden und dass es dadurch möglich sei, „dass die Schicksale des einen wiederhallen in den andern, und von der irgendwo stattfindenden Erregung eine wenn auch noch so dumpfe Kunde bis zu den entferntesten Theilen dringt. Zu dem durch das Nervensystem vermittelten, leicht beschwingten Verkehr aller Theile unter einander geselle sich dann noch der schwerfälligere, welcher durch den Kreislauf der Säfte hergestellt werde".

Hering findet so offen genug den Weg angedeutet, auf welchem die materielle Vermittelung zwischen den erworbenen Eigenschaften eines Organismus und derjenigen Besonderheit des Keimes liegt, ver-

möge deren er jene mütterlichen Eigenschaften auch seinerseits wieder zur Entwicklung zu bringen vermag.

„Wie eine unendlich kleine Verschiebung eines Punktes oder Punktcomplexes eines Curvenbruchstückes hinreiche, um das Gesetz ihres ganzen Laufes zu ändern, so genüge auch eine unendlich kleine Einwirkung seitens des mütterlichen Organismus auf das molekulare Gefüge des Keimes, um bestimmend für seine ganze künftige Entwicklung zu werden."

„Was aber ist," fügt Hering hinzu, „dieses Wiedererscheinen von Eigenschaften des Mutterorganismus an dem sich entfaltenden Tochterorganismus Anderes als eine Reproduction solcher Processe seitens der organisirten Materie, an welchen dieselbe schon einmal, wenn auch nur als Keim im Keimstocke, Theil nahm, und deren sie jetzt, wo Zeit und Gelegenheit kommen, gleichsam gedenkt, indem sie auf gleiche oder ähnliche Reize in ähnlicher Weise reagirt, wie früher jener Organismus, dessen Theil sie einst war, und dessen Geschicke damals auch sie bewegten."

„Wenn dem Mutterorganismus durch lange Gewöhnung oder tausendfache Uebung etwas so zur andern Natur geworden ist, dass auch die in ihm ruhende Keimzelle davon in einer wenn auch noch so abgeschwächten Weise durchdrungen wird — und letztere beginnt ein neues Dasein, dehnt sich aus und erweitert sich zu einem neuen Wesen, dessen einzelne Theile doch immer nur sie selbst sind und Fleisch von ihrem Fleische, und sie reproducirt dann das, was sie schon einmal als Theil eines grossen Ganzen mit erlebte —, so ist das zwar ebenso wunderbar, als wenn den Greis plötzlich die Erinnerung an die früheste Kindheit überkommt, aber es ist nicht wunderbarer als dieses. Und ob es noch dieselbe organische Substanz ist, die ein einst Erlebtes reproducirt, oder ob es nur ein Abkömmling, ein Theil ihrer selbst ist, das unterdess wuchs und gross ward, dies ist offenbar nur ein Unterschied des Grades und nicht des Wesens."

Während die Eigenschaft, Zustände des Körpers zu empfinden und gleichsam im Gedächtniss dauernd zu bewahren, von Hering nur für die Keimzelle angenommen wird, kommt sie nach unserer Theorie der Biogenesis überhaupt der Substanz zu, welche Träger der Arteigenschaften ist und sich mehr oder minder in jeder Zelle des Körpers vorfindet.

In diesem Punkte stimmen wir mit Herbert Spencer überein, dessen im Körper überall verbreitete physiologische Einheiten bei Neuerwerb von Eigenschaften sich ebenfalls in übereinstimmender Weise verändern.

Insbesondere aber harmoniren unsere Anschauungen mit denjenigen von Nägeli. Dieser hervorragende Denker nimmt an, dafs die zum Idioplasma organisirten Eiweisskörper ein Bild ihrer eigenen localen Veränderung nach anderen Stellen im Organismus führen und dort eine mit dem Bilde übereinstimmende Veränderung bewirken.

„Jede Veränderung, die das Idioplasma an irgend einer Stelle erfährt, wird überall wahrgenommen und in entsprechender Weise verwerthet. Wir müssen sogar annehmen, dass schon der Reiz, der local einwirkt, sofort überallhin telegraphirt werde und überall die gleiche Wirkung habe; denn es findet eine stete Ausgleichung der idioplasmatischen Spannungs- und Bewegungszustände statt. Diese fortwährende und allseitige Fühlung, welche das Idioplasma unterhält, erklärt den

sonst auffallenden Umstand, dass dasselbe trotz der so ungleichartigen Ernährungs- und Reizeinflüsse, denen es in den verschiedenen Theilen eines Organismus ausgesetzt ist, doch sich überall vollkommen gleich entwickelt und gleich verändert, wie wir namentlich aus dem Umstande ersehen, dass die Zellen der Wurzel, des Stammes und des Blattes ganz dieselben Individuen hervorbringen" (S. 59).

„Das Idioplasma in einem beliebigen Theil des Organismus erhält Kunde von dem, was in den übrigen Theilen vorgeht. Dies ist dann möglich, wenn seine Veränderungen und Stimmungen auf materiellem oder dynamischem Wege überallhin mitgetheilt werden."

Und an dritter Stelle heisst es: „Die von aussen kommenden Reize treffen den Organismus gewöhnlich an einer bestimmten Stelle; sie bewirken aber nicht bloss eine locale Umänderung des Idioplasmas, sondern pflanzen sich auf dynamischem Wege auf das gesammte Idioplasma, welches durch das ganze Individuum sich in ununterbrochener Verbindung befindet, fort und verändern es überall in der nämlichen Weise, so dass die irgendwo sich ablösenden Keime jene localen Reizwirkungen empfunden haben und vererben."

## III. Weitere Folgerungen.

Durch die im zweiten Abschnitt entwickelte Annahme, dass neu erworbene Eigenschaften des Individuums auch durch materielle Veränderungen von der Erbmasse der Zelle festgehalten und so zu einem bleibenden Besitz werden, der auf spätere Generationen mit vererbt wird, lässt sich die im ersten Abschnitt erörterte Lehre von der Vererbung ererbter Eigenschaften noch von einer anderen Seite her beleuchten. Ueberhaupt lässt sich dem ganzen Entwicklungsprocess mit seiner Continuität der sich ablösenden Generationen noch ein tieferes Verständniss abgewinnen.

Es ist klar, dass, wenn die neu erworbenen Eigenschaften eines Individuums als Bestandtheil in die Erbmasse seiner Zellen eingehen und als ein dauernder Besitz späteren Generationen überliefert werden können, auch die von ihm ererbten Eigenschaften sich als ein Besitz betrachten lassen, der erst allmählich von früheren Generationen der Art im Laufe des grossen Entwicklungsprocesses der Natur in Anpassung an äussere Ursachen erworben worden ist.

Die Erbmasse — so können wir, dem angeregten Ideengang folgend, weiter schliessen — ist von kleinen Anfängen aus Schritt für Schritt um neue Glieder bereichert worden, hat ihr materielles Gefüge von Generation zu Generation verändert, immer neue Eindrücke in sich aufnehmend, dem Gehirn vergleichbar, das immer neue Reihen von Gedächtnissbildern und daraus abgeleiteten Vorstellungen in seiner Substanz festhält.

Von solchem Standpunkt aus erscheint uns erst in ihrer wahren Bedeutung die besonders von der Darwin'schen Schule ausgebildete grossartige Auffassung, dass die ganze Formenreihe, welche ein höherer Organismus vom einfachen Ei- bis zum complicirtesten Endzustand in gesetzmässiger Stufenfolge durchläuft, nichts Anderes ist als eine Wiederholung des Entwicklungsprocesses, welchen die Art im Laufe vieler Erdperioden durchgemacht hat von dem Stadium der einfachen Zelle an allmählich emporsteigend zur Zellgemeinde, durch die

Form der Blastula zur Gastrula, vom Fischstadium sich erhebend zum landbewohnenden Wirbelthier etc.

Im Besitz des Erbes zahlloser Generationen entfaltet die Eizelle die ererbten Anlagen, indem sie aus innern Ursachen und dabei in beständigem Verkehr mit der Aussenwelt in ähnlicher Weise wieder wächst, in welcher sich die Art in steter Wechselwirkung mit der Aussenwelt, — also angepasst an sie, — entwickelt hat.

So erscheint denn die Ontogenie eines Individuums, wie es nach Haeckel's biogenetischem Grundgesetz heisst, als eine kurz gedrängte Recapitulation der Phylogenie, oder die individuelle Entwicklungsgeschichte wiederholt nur die Stammesgeschichte.

„Die Entfaltung der Anlagen des Idioplasmas," bemerkt Nägeli, das biogenetische Grundgesetz in seiner Weise ausdrückend, „hält sich im Grossen und Ganzen an die phylogenetische Ordnung. Indem der ontogenetisch sich entwickelnde Organismus nach einander die Stadien durchläuft, welche sein phylogenetischer Stamm durchlaufen hat, kommen die idioplasmatischen Anlagen in derjenigen Folge zur Verwirklichung, in der sie entstanden sind."

Nach der Ausdrucksweise von Hering „steht so schliesslich jedes organische Wesen der Gegenwart vor uns als ein Product des unbewussten Gedächtnisses der organisirten Materie, welche immer wachsend und immer sich theilend, immer neuen Stoff assimilirend und anderen der anorganischen Welt zurückgebend, immer Neues in ihr Gedächtniss aufnehmend, um es wieder und wieder zu reproduciren, reicher und immer reicher sich gestaltete, je länger sie lebte".

„Die ganze individuelle Entwicklungsgeschichte eines höher organisirten Thieres bildet aus diesem Gesichtspunkt eine fortlaufende Kette von Erinnerungen an die Entwicklungsgeschichte jener grossen Wesenreihe, deren Endglied dieses Thier bildet; und wie eine verwickelte Wahrnehmung durch eine flüchtige und so zu sagen oberflächliche Reproduction lange und mühsam eingeübter Hirnprocesse zu Stande kommt, so durchläuft der sich entwickelnde Keim schnell und nur andeutungsweise eine Reihe von Phasen, die von der Wesenreihe, deren Abschluss er bildet, während eines unabsehbar langen Lebens nur Schritt für Schritt zur Entwicklung und Fixirung im Gedächtniss der organisirten Materie gelangten."

Am Schluss dieses Abschnittes muss ich noch einmal zur Verhütung von Missverständnissen, welche sich auf diesen schwierigen Gebieten leicht einstellen, ausdrücklich hervorheben, dass ich, dem von Hering angeschlagenen Gedankengang folgend, nur hervorheben wollte, wie zwischen den wunderbaren Eigenschaften der Erbmasse und den nicht minder wunderbaren Eigenschaften der Hirnsubstanz eine „entfernte Analogie" — (siehe Seite 245) — besteht.

Dass diese Analogie keine Identität ist, braucht für den Einsichtigen kaum bemerkt zu werden; denn wie die materiellen Grundlagen der Hirnsubstanz und der Erbmasse grundverschiedene sind, so sind auch die in beiden ablaufenden Processe verschiedener Natur; daher ich im Allgemeinen auch nicht empfehlen kann, das für die Hirnphänomene gebrauchte Wort „Gedächtniss" und „Erinnerung" auf das Vermögen der Erbmasse, Reihen von Zuständen festzuhalten und wieder zu reproduciren, einfach zu übertragen. Dagegen halte ich den Vergleich für ausser-

ordentlich lehrreich, weil er uns hinweist auf Eigenschaften der organisirten Substanz, von welchen uns die anatomisch-physiologische Untersuchung nichts lehren kann, von welchen uns aber das Studium unserer eigenen Bewusstseinsvorgänge oder die Psychologie Kunde gibt.

In beiden Fällen lässt sich der Process auf seine allgemeinste Formel zurückführen, wenn wir sagen: Aeussere Ursachen üben auf ein zusammengesetztes organisches System Wirkungen aus, die in ihm aufbewahrt und zu inneren Ursachen werden, die sich in der Folge wieder in abgeleiteten Wirkungen innerhalb des Systems manifestiren und zu ihrer Erklärung herangezogen werden müssen.

Wenn ein Erinnerungsbild an Ereignisse, die längst abgelaufen sind und daher nicht mehr unmittelbar auf uns wirken können, trotzdem aus inneren Ursachen von der Hirnsubstanz reproducirt wird, so offenbart sich uns darin die Macht des Gedächtnisses oder des Erinnerungsvermögens der organisirten Substanz.

Wenn embryonale Processe, abgelöst vom unmittelbaren Eingreifen äusserer Ursachen, als Folge innerer Ursachen, die auf der eigenthümlichen, im Laufe der Stammesgeschichte langsam erworbenen Organisation der Erbmasse beruhen, in zweckmässiger Weise Organe schaffen, die wie Auge und Ohr für äussere, erst später eintretende Einwirkungen im Voraus berechnet sind, so offenbart sich uns darin das Wesen der Vererbung, jener Fähigkeit der organischen Substanz, Einwirkungen der Aussenwelt, die sie einmal erfuhr, als einen Bestandtheil in ihr System mit aufzunehmen und in eine Anlage umzuwandeln, bereit, sich bei Gelegenheit zu entfalten, gleichwie das im Gedächtniss der Hirnsubstanz aufbewahrte Erinnerungsbild wieder lebendig werden kann.

Wir haben jetzt eine allgemeine Formel gewonnen, mit welcher sich das am Eingang des Abschnittes aufgeworfene Problem beantworten lässt, wie es zu erklären sei, dass in der Entwicklung eines Organismus die Organe in ihrer späteren Form meist angelegt werden, lange Zeit ehe sie in Function treten, Speicheldrüsen, ehe Speichel abgesondert wird, mechanische Structurtheile, wie Knochen, noch bevor sie Zug und Druck auszuhalten haben, Augen und Ohren, noch bevor die Bedingungen zu sehen und zu hören für sie vorhanden sind etc.

Es liegt hier klar auf der Hand, dass die Entwicklung der genannten Theile sich weder mit dem Satze vom Gebrauch und Nichtgebrauch der Theile, noch in irgend einer anderen Weise durch unmittelbare Bewirkung durch äussere Ursachen erklären lässt, sondern es müssen hier zur Erklärung innere Ursachen herangezogen werden, in welchen sich die Macht der Vererbung oder die Entfaltung von Anlagen der Erbmasse offenbart; das heisst, wir müssen sagen: während der Entwicklung nehmen die embryonalen Theile diese und jene für besondere Gebrauchsweisen berechnete Formen an, weil letztere im Laufe der Stammesgeschichte von den vorausgegangenen Generationsreihen allmählich erworben und durch einen bleibenden Eindruck in dem materiellen System der Erbmasse festgehalten worden sind.

Zur Zeit sind wohl alle Versuche als aussichtslos zu betrachten, einen Mechanismus oder eine Structur der organisirten Substanz sich auszuklügeln, vermöge deren die Erscheinungen des Sinnengedächtnisses und die Erscheinungen der Vererbung erworbener Charaktere durch die Zelle sich mechanisch erklären lassen.

Beim Gehirn sind wir zwar in den feineren Bau schon tief eingedrungen; zahlreiche Ganglienzellen und noch zahlreichere feinste

Nervenfibrillen sind nachgewiesen und in ihren gegenseitigen Verbindungen studirt worden. Gleichwohl bleibt es nach wie vor ein Räthsel, wie die organisirte Substanz Eindrücke der Aussenwelt in Zeichen festzuhalten und aus ihnen wieder nach langer Zeit früher Erfahrenes zu reproduciren vermag; namentlich aber ist uns der Mechanismus absolut unvorstellbar, vermittelst dessen Reihen von Eindrücken in der Zeitfolge wieder gesetzmässig verbunden werden können, wie im Gedächtniss eines Klavierspielers sich in Blitzeseile Accord an Accord anschliesst und wie Muskelgruppen der Hand zu den complicirten Bewegungen veranlasst werden.

Von der Erbmasse ist uns die feinere Organisation, da sie ganz dem Moleculargebiet angehört, absolut unbekannt. Nägeli und Weismann haben zwar den Versuch gemacht, sich eine Organisation auszudenken. Um zu beurtheilen, was durch solche Versuche erreicht werden kann, möge man erwägen, was vor 100 Jahren wohl ein Forscher zu Wege gebracht haben würde, der sich vorgenommen hätte, auf speculativem Wege die Zellen- und Gewebelehre zu erfinden und die Wirkungsweise der Organe aus ihrer elementaren Zusammensetzung zu begreifen!

Wir haben es daher vorgezogen, uns in dieser Frage nur sehr vorsichtig auszudrücken und nur die Vermuthung auszusprechen, dass die Substanz, welche so verwickelte Erscheinungen hervorzurufen im Stande ist, eine sehr complicirte micellare Organisation oder einen Aufbau aus zahlreichen, verschiedenartigen, selbstthätig wachsenden und sich vermehrenden Elementareinheiten (Idioblasten oder Bioblasten) aufweisen müsse. Aber es ist gar nicht ausgeschlossen, dass das Verfahren, wie die Natur ihre Wirkungen hervorbringt, ein viel einfacheres oder wenigstens ein anders geartetes ist, als wir uns vorstellen.

Weniger schwierig ist es vielleicht zu verstehen, dass die in der Erbmasse vorhandenen Anlagen sich zeitlich in einer gewissen Reihenfolge entfalten müssen. Denn hier bietet uns der Entwicklungsprocess selbst einen Anhalt dar, indem er lehrt, dass sich die Anlagen in demselben Maasse entfalten, als die Anlagesubstanz durch Vermehrung der Zellen wächst.

Durch fortschreitende Vermehrung der Zellen werden durch ihr Zusammenwirken immer neue embryonale Zustände geschaffen, in derselben Reihenfolge, wie sie in der Stammesgeschichte entstanden sind. Die einzelnen Zellen werden zu einander und zu ihrer äusseren Umgebung in neue Bedingungen gebracht, durch welche die in ihnen latenten Anlagen geweckt werden. Die jeweilig von einer Zelle zu verrichtende Function wird in erster Linie, wie Vöchting sich ausdrückt, durch den morphologischen Ort bestimmt, den sie an der Lebenseinheit einnimmt. Ihre ungleiche Differenzirung ist, um einen Ausdruck von Driesch zu gebrauchen, „eine Function des Ortes“.

In den Capiteln X—XII, welche von den inneren Factoren des Entwicklungsprocesses handeln, wurde auf diesen Umstand schon ausdrücklich hingewiesen.

In demselben Sinne bemerkt Nägeli: „Mit dem wichtigen Umstande, dass die idioplasmatischen Anlagen in derselben Folge zur Verwirklichung kommen, in der sie entstanden sind, steht der andere, vielleicht nicht minder bemerkenswerthe Umstand in Verbindung, dass das Idioplasma bei der ontogenetischen Entwicklung sich successive in anderer

morphologischer, theilweise auch in anderer physiologischer Umgebung befindet, und zwar jeweilen in derjenigen Umgebung, welche mit jener analog ist, in der die Anlage, die sich zunächst entfalten soll, entstanden ist. Es ist aber selbstverständlich, dass die Beschaffenheit der umgebenden Substanz nicht ohne Einfluss auf die Entfaltung der idioplasmatischen Anlagen sein kann."

## Zusatz 1 zu Seite 240.

Betreffs der physiologischen Erklärung des Vorganges, durch welchen Immunität des Körpers gegen verschiedene Gifte entstehen kann, habe ich mir eine andere Meinung als Ehrlich gebildet.

Nach ihm beruhen die Erscheinungen darauf, dass im Blute besondere Substanzen entstehen, welche die Wirkungen des Giftes vollkommen aufheben, wahrscheinlich durch Zerstörung desselben. Ehrlich nennt sie daher Antikörper. In dem Maasse, als sie im Blute vorhanden sind und neugebildet werden, steigt die Immunität; so wird die giftige Wirkung des Ricins und des Abrins durch ein Antiricin und ein Antiabrin aufgehoben.

Nach den Ansichten von Ehrlich können daher Thiere, denen man Serum eines anderen Thieres, welches Antiricin enthält, zu wiederholten Malen einspritzt, immun gegen das Ricingift werden.

Mir erscheint „die Hypothese der Antikörper" nicht sehr wahrscheinlich; vielmehr nehme ich an, dass das in die Säftemasse des Körpers einverleibte und in geringen Mengen überall vertheilte Gift direct auf die Zellen einwirkt und sie zu Gegenwirkungen veranlasst, wodurch sie allmählich gegen stärkere Giftdosen gefestigt, also bis zu einem gewissen Grade immun werden.

Wenn die Immunität ein bleibender Erwerb sein soll, so muss der ganze Stoffwechsel der Zelle und damit auch ihre feinere Organisation bleibend verändert sein; auch das Idioplasma muss in die Veränderung mit hineingezogen und gewissermaassen um eine neue Eigenschaft, die neue Anlage, bereichert werden. Erst in letzterem Falle ist eine Immunität gegen gewisse Gifte zu einer erblichen Eigenschaft des Organismus geworden.

Die Anpassung des Organismus an chemische Stoffe scheint mir im Princip auf einem ähnlichen Vorgang zu beruhen, wie die Anpassung an hohe Temperaturgrade.

Eine Pflanzenzelle, welche sich lange Zeit in einer Temperatur von 0° C. befunden hat, geht zu Grunde, wenn sie plötzlich auf 30° C. erwärmt wird. Einem Temperaturintervall von 30° C. ist ihre ganze Organisation nicht angepasst. Wohl aber kann sie „wärmefest" gemacht werden, wenn die Temperatur von 0° allmählich ansteigend auf 30° erhöht wird. Denn jetzt hat der Zellenorganismus Zeit, den äusseren Veränderungen in der Wärme mit entsprechenden Gegenwirkungen zu antworten, das heisst: seine Organisation den neuen Bedingungen anzupassen.

Die Immunisirung anderer Thiere durch Serum von Thieren, die vorher künstlich immun gemacht sind, betrachte ich daher auch von einem anderen Gesichtspunkte aus, als es gewöhnlich geschieht.

Nicht Antikörper, welche sich im Blut des immun gemachten Thieres gebildet haben, sind im „Heilserum" das immunisirende Princip, sondern die ursprünglichen Giftkörper selbst, welche sich in refracta dosi in der Säftemasse des immun gemachten Thieres noch erhalten haben und nun auf die Zellen des zweiten Organismus einwirken. Wie es scheint, werden den Säften einverleibte Eiweisskörper, wie Ricin, Abrin, Bakterienproteïne etc.,

durch die Nieren nicht sofort wieder ausgeschieden; es ist schliesslich ihre Wirkung, welche man den Antikörpern zuschreibt.

Als therapeutische Methode will es mir daher auch viel rationeller erscheinen, anstatt mit „Heilserum“ mit den chemischen Präparaten der Giftstoffe, wo sich solche herstellen lassen, direct zu immunisiren. Denn das Serum eines Thieres an sich ist für einen anderen Organismus doch gewiss kein Heilmittel, ja vielleicht noch nicht einmal ein ganz indifferentes Mittel (siehe Seite 213). Von theoretischen Gesichtspunkten aus kann es gerade nicht als ein Vortheil betrachtet werden, das eigentlich immunisirende Princip mit Serum zu verbinden.

Nehmen wir ein Beispiel. Wer einen Organismus gegen Ricin immun machen will, verfährt rationeller, wenn er ihm täglich kleinste Ricinmengen in allmählich steigender Dosis einverleibt, als wenn er ihn mit Serum bereits ricinfest gemachter Thiere behandelt. Denn in diesem Serum ist das immunisirende Princip auch nur das Ricin, welches aus dem ricinfest gemachten Thiere noch nicht ausgeschieden ist.

## Zusatz 2 zu Seite 245.

In dem Buch „Die Zelle“ (Seite 272) habe ich Spencer's physiologische Einheiten in eine Linie mit den Keimchen von Darwin, den Pangenen von de Vries und den Micellgruppen des Idioplasmas von Nägeli gestellt. Ich bin hierzu durch die Bemerkung von Spencer veranlasst worden, dass seine „physiologischen Einheiten“ eine Mittelstellung zwischen Zellen und chemischen Molecülen einnehmen. Da indessen die „physiologische Einheit“ Spencer's das Vermögen hat, das Ganze von Neuem aufzubauen, so fällt sie vielmehr unter den von mir aufgestellten Begriff der Artzelle, oder genauer, sie entspricht der Substanz in der Artzelle, welche Träger der Arteigenschaften ist, also einem Stückchen des Idioplasmas von Nägeli.

## Literatur zu Capitel XVI und XVII.


1) **Darwin.** *Das Variiren der Thiere und Pflanzen. Bd. II. Vererbung. Cap. 12—15. Provisorische Hypothese der Pangenesis. Cap. 27. 1873.*
2) **Detmer.** *Zum Problem der Vererbung. Pflüger's Archiv Bd. XLI. 1887.*
3) **Ehrlich.** *Experimentelle Untersuchungen über Immunität I. Ueber Ricin. II. Ueber Abrin. Deutsche medic. Wochenschr. XVII. Jahrg. S. 976 u. 1218. 1891.*
4) *Derselbe. Ueber Immunität durch Vererbung und Säugung. Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankh. Bd. XII S. 183—205. 1892.*
5) **Eimer.** *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena 1888.*
6) **C. Emery.** *Gedanken zur Descendenz- und Vererbungstheorie. Biologisches Centralbl. Bd. XIII. 1893.*
7) **Fechner.** *Elemente der Psychophysik. S. 464, 536. 2. Aufl. 1889.*
8) *Derselbe. Die Tagesansicht gegenüber der Nachtansicht. S. 118—120. Leipzig 1879.*
9) **Carl Fränkel.** *Grundriss der Bakterienkunde. S. 151—160. 2. Aufl. Berlin 1887.*
10) **Galton.** *A theory of heredity. The contemporary review Vol. XXVII. 1876.*
11) *Derselbe. Hereditary Genius, an inquiry into its laws and consequences. London 1869.*
12) **Haeckel.** *Generelle Morphologie. 1866.*
13) **Victor Hensen.** *Ueber das Gedächtniss. Rectoratsrede. Kiel 1877.*
14) *Derselbe. Die Grundlage der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirthsch. Jahrb. Bd. XIV. 1885.*
15) **Hering.** *Ueber das Gedächtniss als eine allgemeine Function der organisirten Materie. Vortrag in der Wiener Akademie 1870. Almanach d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. 20. Jahrg. Wien 1870.*

16) **O. Hertwig.** *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.*
17) *Derselbe. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVI. 1890.*
18) *Derselbe. Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Praeformation oder Epigenese. Jena 1894.*
19) **Keller.** *Vererbungslehre und Thierzucht. Berlin 1895.*
20) **Charles Sedgwick-Minot.** *Ueber die Vererbung und Verjüngung. Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.*
21) **Nägeli.** *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.*
22) **M. Nussbaum.** *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.*
23) *Derselbe. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI.*
24) **J. Orth.** *Ueber die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften. Festschrift für Albert v. Kölliker. Leipzig 1887.*
25) **Osborn.** *Alte und neue Probleme der Phylogenese. Merkel-Bonnet's Ergebnisse. 1894.*
26) **Roux.** *Entwicklungsmechanik. Merkel-Bonnet's Ergebnisse der Anat. u. Entwickl. Bd. II. 1893.*
27) **Herbert Spencer.** *Principien der Biologie. Bd. I S. 258 276—278. 1876.*
28) **Tizzoni** *u.* **Cattaneo.** *Ueber die erbliche Ueberlieferung der Immunität gegen Tetanus. Deutsche medic. Wochenschr. Nr. 18. 1892.*
29) **Virchow.** *Descendenz und Pathologie. Virchow's Archiv Bd. CIII. 1887.*
30) *Derselbe. Rassenbildung und Erblichkeit. Bastian-Festschr. 1896.*
31) **Weismann.** *Ueber die Vererbung. Jena 1883.*
32) *Derselbe. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.*
33) *Derselbe. Zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1886.*
34) *Derselbe. Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie. Jena 1886.*
35) *Derselbe. Amphimixis oder: Die Vermischung der Individuen. Jena 1891.*
36) *Derselbe. Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena 1893.*
37) *Derselbe. Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895.*
38) *Derselbe. Ueber Germinalselection. Extrait du compte rendu des séances du troisième congrès international de zoologie. Leyde 1895. 1896.*
39) *Derselbe. Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.*
40) **C. O. Whitman.** *Evolution and Epigenesis. Boston 1895.*
41) **Wilckens.** *Die Vererbung erworbener Eigenschaften vom Standpunkte der landwirthschaftlichen Thierzucht in Bezug auf Weismann's Theorie der Vererbung. Biolog. Centralbl. Bd. XIII. 1893.*
42) **Yves Delage.** *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.*
43) **Ernst Ziegler.** *Können erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden, und wie entstehen erbliche Krankheiten und Missbildungen? Beiträge zur pathol. Anatomie u. Physiologie Bd. I. 1886.*

## ACHTZEHNTES CAPITEL.

## Die im Organismus der Zelle enthaltenen Factoren des Entwicklungsprocesses.

Nachdem wir zum Vererbungsproblem und einigen damit zusammenhängenden Fragen Stellung genommen haben, sei jetzt auf die im Organismus der Zelle selbst enthaltenen Factoren des Entwicklungsprocesses noch etwas näher eingegangen. Denn dieselben spielen ja schliesslich bei Allem, was im Organismus geschieht, die Hauptrolle. Die Zellen sind die in geheimnissvoller Weise wirkenden Baumeister, wenn unter dem Einfluss von Schwerkraft oder von Zug, von Licht oder Wärme, von diesem oder jenem chemischen Agens sich irgend ein Gebilde gestaltet: wenn Knochenbälkchen in der Richtung von Zug- und Druckcurven entstehen, wenn an der Pflanze Blätter sich bilden, damit das Sonnenlicht auf den Chlorophyllapparat einwirken kann, oder Speicheldrüsen beim Thier für die Verdauung der Stärke.

Ueberall aber, wo das Wirken der Zelle in Frage kommt — und das geschieht bei jedem Problem in der Biologie, wenn man es genügend weit verfolgt — beginnt das Gebiet, welches sich einer exacten naturwissenschaftlichen Analyse entzieht. Denn die Kräfte, die im Zellen-Organismus diese oder jene Lebenserscheinung hervorrufen, entziehen sich auf dem derzeitigen Entwicklungsstadium der Naturwissenschaften vollkommen einer physikalischen und einer chemischen Erkenntniss.

Wir wissen nichts von der Natur und Anordnung der kleinen Lebenseinheiten, welche den Mikrokosmus der Zelle zusammensetzen, und zu deren Annahme uns bis jetzt nur eine logisch begründete und berechtigte naturwissenschaftliche Hypothese hinführt. Wir befinden uns der Organisation der Zelle gegenüber genau in der Lage wie ein Mechaniker, dem aufgegeben wird, aus einer nach aussen hervortretenden Wirkung ein ausserordentlich complicirt zusammengesetztes mechanisches Kunstwerk, bei welchem alle nur erdenkbaren Mittel physikalischer und chemischer Technik in Verwendung gekommen sind, mechanisch zu erklären, ohne dass er in die unzähligen Structurtheile einen Einblick nehmen kann, weil sie in ein festverschlossenes, undurchsichtiges Gehäuse eingeschlossen sind.

Niemand vermag durch physikalisch-chemische Analysen zu beantworten, warum an diesem oder jenem Ort unter Zug und Druck gewisse Zellen Knochenbälkchen bilden, warum dort Zellen Speichelfermente absondern, dort zur Empfindung von Licht oder Schall oder Geruch geeignet geworden sind, oder gar sich zu einem Auge, einem Hör- oder Riechlabyrinth zusammengeordnet haben. Zwar können wir überall bei den genannten Bildungen Beziehungen zur umgebenden Natur nachweisen, die physikalisch und chemisch als nothwendig erkannt und verstanden werden können; der Naturprocess aber selbst, der zu ihrer Entstehung geführt hat, die Thätigkeit der Zelle, welche alle diese zweckmässigen Bildungen in's Leben ruft, ist uns ebenso unverständlich wie der Process des Empfindens und Denkens, der sich in unserem Sinnes- und Nervenapparat abspielt.

Es zeugt daher von einem vollständigen Verkennen der Sachlage, wenn Jemand behaupten wollte, die Entwicklung der Knochenstructur oder der mechanischen Gewebe des Pflanzenkörpers nach mechanischen Principien begriffen zu haben, was zur Zeit unmöglich ist. In Wahrheit hat er nur nachgewiesen, dass der Knochen etc. nach mechanischen Principien gebaut ist, was ja der Fall sein muss, wenn er mechanischen Zwecken dienen soll. Er hat somit für den Knochen denselben Nachweis geliefert wie die Physiologen vorausgegangener Jahrhunderte, als sie zeigten, dass die Krystalllinse des Auges nach den Principien einer optisch verwendbaren Glaslinse und das ganze Auge als eine Camera obscura eingerichtet sei, oder dass die Membrana tympani des Ohres wie das Fell einer Trommel in Schwingungen gerathe, oder dass der Kehlkopf wie eine membranöse Zungenpfeife wirke.

Die Entwicklung des Auges, des Ohres, des Kehlkopfes sowohl wie des Knochens hat noch Niemand mechanisch begriffen; und Gleiches lässt sich von jedem Entwicklungsvorgang behaupten; denn überall treffen wir auf den einer mechanischen Erkenntniss sich absolut entziehenden Factor, welcher aber von allen der wichtigste ist, auf die Thätigkeit des Zellenorganismus.

Wenn ich jetzt trotzdem auf die im Organismus der Zellen enthaltenen Factoren des Entwicklungsprocesses etwas näher eingehe, so geschieht es hauptsächlich deshalb, weil sie noch ein Material für einige begriffliche Analysen darbieten. Wir wollen uns hierbei auf die Zellen beschränken, welche bei den höheren Thieren als Ausgangspunkt für einen neuen Entwicklungsprocess dienen können und hierfür sogar besonders differenzirt sind, auf Ei und Samenfaden.

Beide haben, wie schon im ersten Buch besprochen wurde (S. 276), keine andere Organisation als diejenige einer Zelle; sie haben daher auch auf den Bau des aus ihrer Vereinigung entstehenden Geschöpfes keinen anderen Bezug, als dass sie Zelleneigenschaften besitzen, welche für eine bestimmte Species und für ein bestimmtes Individuum derselben specifisch sind. Ferner wurde schon im ersten Buch das Axiom aufgestellt, dass die beiden Geschlechtszellen zu den Eigenschaften des neu entstehenden Geschöpfes gleich viel beitragen, dass im Samenfaden die Charaktere der Species und die Besonderheiten des Individuums als Zelleneigenschaften ebenso gut enthalten sind als im Ei.

Nun sind aber Ei und Samenfaden in ihrer Grösse, in der Quantität und Qualität ihres Stoffes, sowie überhaupt in vielen Eigenschaften sehr verschieden von einander. Daraus folgt, dass wir an ihnen 1. für beide gemeinsame und daher wesentliche und 2. für Ei

und Samenfaden besondere und daher mehr untergeordnete oder unwesentliche Zelleneigenschaften als innere Factoren des Entwicklungsprocesses zu unterscheiden haben.

## I. Die in den Specialeigenschaften von Ei- und Samenzelle gegebenen besonderen und mehr untergeordneten Factoren des Entwicklungsprocesses.

Ei und Samenfaden sind nicht bloss Träger der Erbmasse, sondern zugleich auch für besondere Aufgaben des Befruchtungs- und Entwicklungsprocesses in verschiedener Richtung extrem differenzirte Elementartheile, wie gleichfalls früher (siehe „Die Zelle“ S. 218—233) erörtert und begründet worden ist. Die Eizelle ist gleichsam ein Nahrungsreservoir geworden, mehr oder minder reichlich gefüllt mit Stoffen, die den Zweck haben, den sich bildenden Embryo für längere Zeit zum Theil unabhängig von äusserer Nahrungszufuhr zu machen. Der Samenfaden dagegen, vollständig entblösst von derartigen Stoffen, ist die allerkleinste Zelle des Körpers geworden; mit einer Geissel ausgerüstet und zur Fortbewegung fähig, ist sie lediglich für den Zweck der Befruchtung differenzirt.

Ohne Frage übt die gewaltige Ansammlung von Dottermaterial in der Eizelle auf den Ablauf des Entwicklungsprocesses, namentlich in seinen frühesten Stadien, einen sehr tiefgreifenden Einfluss aus und drückt ihm ein besonderes Gepräge auf. Dadurch sind viele Forscher veranlasst worden, in dem Ei etwas mehr als eine einfache Zelle zu sehen und es noch mit einer besonderen, gewissermaassen über die Zelle hinausgehenden, höheren Organisation auszustatten. Ein solches Streben macht sich auch in dem interessanten und ideenreichen Aufsatz von Whitman geltend, zum Beispiel in den Sätzen: „Im Ei ist schon vor aller Zellenbildung eine bestimmte Organisation vorhanden“ oder „die Organisation des Eies wird durch alle Wandlungen des Entwicklungsprocesses hindurch als eine ungetheilte Individualität übertragen.“

Je mehr in diesen und ähnlichen Aeusserungen ein richtiger Kern enthalten ist, den wir sogleich herauszulösen versuchen wollen, um so mehr ist ihnen gegenüber zu betonen, dass durch die beträchtliche Stoffansammlung der Charakter des Eies als einer einfachen Zelle nicht im Geringsten geändert wird, und dass auch die durch sie hervorgerufenen Erscheinungen im Entwicklungsprocess als mehr untergeordnete bezeichnet werden können, weil sie secundärer und vergänglicher Art sind.

Massenzunahme einer Zelle bedingt an sich noch keine höhere Stufe der Organisation. Das mit unbewaffnetem Auge kaum sichtbare kleine Ei des Säugethieres hat als Anlagesubstanz denselben Werth wie das gewaltige Straussenei. Trotz seines colossalen Wachsthums bleibt letzteres doch nur eine Zelle, und wenn es in dieser Art auch noch weiter fortwüchse, bis es an Volumen dem Thiere gleichkäme, zu dem es werden soll, es wäre damit seinem Ziel, den Körper eines Straussen zu bilden, auch nicht um eines Haares Breite näher gerückt. Das Wachsthum des Eies durch Substanzaufnahme ersetzt nicht, was nur durch den Entwicklungsprocess, welcher auf Zellenvermehrung und Zellendifferenzirung beruht, geleistet werden kann. Die In-

dividualität des Eies als Zelle muss sich in viele Zellenindividualitäten umwandeln, wenn das Ziel der Entwicklung erreicht werden soll.

Somit bleibt jetzt zu prüfen, in welcher Weise und in wie weit die Ansammlung von Dotter in den Eizellen als ein besonderer Factor den Ablauf des Entwicklungsprocesses beeinflusst.

Hier ist hervorzuheben, dass das sich ansammelnde Dottermaterial aus verschiedenartigen Substanzen von ungleichem specifischem Gewicht und von sehr verschiedenem Werth für die Lebensprocesse, aus Protoplasma und aus Deutoplasma etc., zusammengesetzt ist. — Protoplasma und Deutoplasma werden nach ihrer Schwere, vielleicht auch noch nach anderen Verhältnissen, im Eiraum ungleich vertheilt. Hierdurch erhalten in manchen Thierclassen die Eier eine Organisation, welche man als polare Differenzirung etc. bezeichnet hat. In ihrer einen Hälfte hat sich mehr das schwerere Deutoplasma, in der anderen das leichtere Protoplasma angesammelt. Da in Folge dessen ihr Schwerpunkt excentrisch zu liegen kommt, müssen die Eier, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raum einzunehmen suchen.

Ausser der polaren Differenzirung scheint sich bei manchen Eizellen zugleich noch eine bilateral-symmetrische Organisation auszubilden. Die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischem Werth sind dann zu beiden Seiten einer Symmetrieebene gleichmässig vertheilt. Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch noch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zu.

Eine bilateral-symmetrische Organisation scheinen die Eier der Amphibien zu besitzen, was sich namentlich am Ei von Rana esculenta erkennen lässt, wenn es sich nach der Befruchtung so einstellt, dass an einer Seite der unpigmentirte Dotter in Form eines Halbmondes zu sehen ist.

Wie Eier mit bilateraler Symmetrie, gibt es vielleicht auch Eier, in welchen Protoplasma und Deutoplasma nach einem radiären Typus vertheilt sind, oder in welchen ein solcher sich nach den ersten Furchungen ausbildet. Vielleicht gehören die Eier der Ctenophoren hierher.

Bei der Ansammlung von Dotter gewinnen ausserdem die Eier je nach den Thierarten eine kugelige oder eine ovoide oder eine tonnenförmige oder eine cylindrische Gestalt.

Durch die in der Form des Eies und in der Differenzirung seines Inhaltes gegebenen Verhältnisse wird ein sehr eingreifender, gewissermaassen richtender Einfluss auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprocessen, am meisten aber auf die ersten Stadien, ausgeübt; er ist schon von Haeckel in seiner Gastraeatheorie bei der Erklärung der verschiedenen Formen der Keimblase und Gastrula in ausgezeichneter Weise verwerthet, seitdem von vielen Forschern als Ursache für diese oder jene Erscheinung erkannt, aber in seiner sehr verschiedenartigen und grossen Tragweite doch nur zum Theil genügend gewürdigt worden.

Erstens bestimmen Form und Differenzirung der Eizelle die mit einem hohen Grade von Gesetzmässigkeit auftretenden Richtungen ihrer ersten Theilebenen. Es kommen hierbei die im ersten Buch (S. 172) auseinandergesetzten, schon im Jahre 1884 von mir formulirten Regeln zur Geltung.

Zweitens üben die Form und die Differenzirung der Eizelle einen Einfluss auf die Grösse und Beschaffenheit der sich entwickelnden Embryonalzellen aus. Bei dem Furchungsprocess sind nämlich die einzigen Stofftheilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Theilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung aus einander rücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstiessen. Hiervon abgesehen, wird durch die Zerlegung der grossen Eizelle in immer kleiner werdende Tochterzellen die von vornherein gegebene räumliche Vertheilung der Stofftheile von verschiedener Schwere und von verschiedenem Werth im Ganzen wenig geändert. Daher sind bei polar differenzirten Eiern die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Deutoplasma, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma.

Ferner hängt mit der Verschiedenheit ihres Inhalts stets auch ein Unterschied in ihrer Grösse zusammen. Denn wie ich gleichfalls schon im Jahre 1884 nachgewiesen habe, bewegt sich der Kern stets nach dem protoplasmareichen Abschnitt der Zelle hin; er sucht, indem Protoplasma und Kern ja in den mannigfachsten Wechselwirkungen stehen, wie ich mich ausdrückte, stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen. Daher rückt nach der Befruchtung der Kern im polar differenzirten Ei nach dem animalen Pole hin und kommt excentrisch zu liegen; in Folge dessen werden beim Amphibienei durch die dritte Theilung Zellen von sehr ungleicher Grösse, vier kleine animale und vier grosse vegetative, gebildet. Ausserdem wird die Ungleichheit der Zellen noch weiter dadurch gesteigert, dass nach der von Balfour aufgestellten Regel protoplasmareiche Zellen sich rascher theilen als protoplasmaärmere. In Folge beider Momente müssen sich im Ei verschiedene Bezirke ungleich grosser und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrender Zellen ausbilden, Bezirke, welche schon vor der Theilung gewissermaassen der Anlage nach in der beschriebenen Organisation der Eizelle angedeutet sind. Nur werden die Ungleichheiten, die Anfangs zum Theil kaum wahrnehmbar sind, im Laufe der Entwicklung immer schärfer ausgeprägt.

Drittens beeinflussen Form und Differenzirung der Eizelle den Ort, an welchem innerhalb ihrer Dottermasse spätere Entwicklungsprocesse ihren Ausgang nehmen, und die Richtung, in welcher sie sich selbst vollziehen. So wird am meroblastischen Ei der Fische, Reptilien und Vögel der embryonale Entwicklungsprocess auf eine kleine Stelle des gewaltigen Eies, auf die Keimscheibe, beschränkt; von ihrem Rand geht die Gastrulaeinstülpung aus. Ebenso vollzieht sich die Urmundbildung am Ei der Amphibien stets an der Uebergangsstelle der animalen in die vegetative Hälfte der Keimblase innerhalb der sogenannten Randzone etc.

Ja, es lassen sich sogar, wie es scheint, noch genauere Localisationen vornehmen, indem der Bereich, wo die kleinsten und am raschesten sich theilenden Embryonalzellen liegen, zum Ort der Gastrulaeinstülpung wird. Ist dieser aber einmal gegeben, so ist über die Lage und Richtung, in welcher sich eine Reihe anderer Organdifferenzirungen vollziehen muss, entschieden, so über den Ort, an welchem sich die vordere Hirnplatte und das vordere Chordaende anlegen müssen; es ist gewissermaassen ein fester Krystallisationsmittelpunkt für

die thierische Formbildung gegeben. Von beiden Enden der Urmundrinne aus setzt sich der Einstülpungsprocess continuirlich fort und zieht einen Zellenbezirk nach dem andern in die von einer kleinen Stelle aus eingeleitete Substanzbewegung mit allen ihren weiteren Folgen mit hinein.

Als Beispiele für derartige Localisationen erwähne ich das Hühner- und das Froschei. An der Keimscheibe des Hühnereies zeigen schon während des Furchungsprocesses vordere und hintere Hälfte unterscheidende Merkmale. Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man grössere, hier kleinere und zahlreichere Embryonalzellen (Oellacher, Kölliker, Düval). Am kleinzelligen Rand entsteht später die Sichelrinne, auf dem vor ihr gelegenen Feld die Medullarplatte.

In ähnlicher Weise giebt Oscar Schultze für das Froschei an, dass auf dem Morulastadium sich zwei gegenüberliegende Bezirke in der Randzone finden, ein Bezirk mit den kleinsten und ein Bezirk mit erheblich grösseren Embryonalzellen. Innerhalb des ersteren beginnt sich später der Urmund anzulegen.

Wenn man, durch äussere Momente geleitet, die Stelle erkennen kann, an welcher am Ei des Hühnchens oder des Frosches vor Beginn der Furchung das Protoplasma in stärkster Concentration angesammelt ist, so kann man auch annähernd voraussagen, in welcher Gegend sich später die erste Urmundeinstülpung zeigen wird. Denn an dieser Stelle werden beim Furchungsprocess später die kleinsten Zellen entstehen, und wird weiterhin die Wand der Keimblase die zur Einfaltung geeignetste Beschaffenheit annehmen.

Daher ist auch die Möglichkeit gegeben, dass man am Froschei durch äussere Eingriffe den Ort der Urmundbildung beeinflussen kann. Wenn man ein Froschei zwischen zwei horizontalen Glasplatten ein wenig comprimirt und diese dann schräg geneigt aufstellt, so kommt die Uebergangsstelle der pigmentirten in die unpigmentirte Hälfte oder die Randzone an einer Stelle höher als an der anderen zu liegen, und zwar entsprechend dem nach oben gekehrten Rand der Glasplatten. In Folge dessen sehen wir hier den Urmund sich an der höchsten Stelle des hellen Feldes bilden. Dasselbe wird durch einfache Zwangslage der Eier in der von Pflüger ausgeführten Weise erreicht, wie zuerst von Roux nachgewiesen worden ist. Der nach oben gekehrte Theil der Randzone ist eben protoplasmareicher und wird sich daher rascher und in kleinere Zellen abfurchen als ihr tiefer gelegener und daher dotterreicherer Theil.

Wie den Ort, so nannte ich auch die Richtung, in welcher sich die Entwicklungsprocesse vollziehen, als abhängig in gewissem Grade von der Form der Eizelle und der Differenzirung ihres Inhaltes. Denn durch die Zerlegung des Eikörpers in immer zahlreichere Zellen wird am Anfang der Entwicklung weder die Form des Eies, noch die ursprünglich gegebene, ungleiche Vertheilung seiner verschiedenen Substanzen in nennenswerther Weise verändert, wie schon früher aus einander gesetzt wurde. Daher müssen das ungefurchte Ei und die aus ihm hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Uebereinstimmungen aufweisen. Die in der sich entwickelnden Stoffmasse enthaltenen Richtungen und Unterschiede gehen einfach von dem einen auf das nächste Stadium über. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase; ein

kugeliges, polar differenzirtes und eventuell bilateral symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe **Symmetrie-** und **Gleichgewichtsebene** besitzen, da es für dieses Verhältniss gleichgültig ist, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen, grossen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler, denselben Raum einnehmender Zellen vertheilt sind.

Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene ungleiche Massenvertheilung ihrer Substanzen muss naturgemäss auch wieder auf die nächst anschliessenden Entwicklungsstadien von Einfluss sein, auf die Gastrula und auf die aus dieser sich entwickelnde Embryonalform, an welcher die ersten charakteristischen Organe des Wirbelthierembryos, Chorda und Nervenrohr, zum Vorschein kommen. Es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade gemäss der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum annähernd orientirt zeigen, und wenn die Symmetrie- und Gleichgewichtsebene der ungetheilten Eizelle und der Keimblase annähernd auch zur Symmetrieebene der Gastrula und des Embryos mit den sichtbar werdenden Rückenwülsten wird.

Am deutlichsten treten solche Beziehungen an Eiern hervor, bei denen eine Achse an Länge überwiegt. Bei den langgestreckten Insecteneiern fällt die Längsrichtung des Embryos stets mit der langen Eiachse zusammen, ebenso am ovalen Ei von Ascaris nigrovenosa und am ovalen Ei der Tritonarten. Da letzteres zugleich polar differenzirt ist, und die Längsachse nicht mit der Verticalachse zusammenfällt, so besitzt es schon von Anfang an alle drei Hauptachsen, welche im Ganzen auch mit den drei Achsen des Embryos in ihrer Lage später übereinstimmen. Unter diesen Bedingungen entwickelt sich bei Triton die Längsachse der Gastrula und weiterhin des Embryos in der Richtung der längsten Achse des Eies.

Mit einem Wort: Mit der anfangs gegebenen Massenvertheilung der unentwickelten Substanz stimmt auch die Massenvertheilung der weiter entwickelten Substanz überein. Ein solches Zusammenfallen wird a priori als das natürlichste und einfachste erscheinen. Denn sollte der spätere Längsdurchmesser des Embryos in die Richtung des anfangs kürzesten Eidurchmessers zu liegen kommen, so müsste während der Entwicklung die ganze Eisubstanz umgelagert werden, was jedenfalls ein wenig zweckentsprechender Vorgang sein würde.

Bei manchen Thierarten kann man auf diese Weise vor der ersten Theilung, wie von verschiedenen Forschern beobachtet worden ist, dem Ei ansehen, wie später der Embryo in ihm orientirt sein wird; man richtet sich hierbei nach der Form des Eies, nach kleinen, äusserlich sichtbaren Unterschieden in der Substanzvertheilung, in der Pigmentirung und nach anderen derartigen Merkmalen.

In diesem Sinne bezeichnete ich in einer Abhandlung, in der ich auf die oben besprochenen Beziehungen aufmerksam gemacht habe, das eben befruchtete Ei gewissermaassen als eine Form, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muss; oder an einer anderen Stelle: Die in

der Form des Eies und in der Differenzirung seines Inhaltes gegebenen Verhältnisse üben auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprocessen einen sehr eingreifenden, gewissermaassen richtenden Einfluss aus.

Die Anwesenheit von reichlichem Dottermaterial im Ei verändert am meisten die ersten Stadien des Entwicklungsprocesses, kann aber auch noch die Gestaltung des Embryos in sehr späten Embryonalperioden beeinflussen. Denn man bedenke nur, dass hiermit die bruchsackartige Ausstülpung des Darmkanals und der Bauchwand, der sogenannte Dottersack, bei vielen Fischen und allen Amnioten zusammenhängt; dass der Dottersack wieder das eigenthümliche Gefässsystem der Vasa omphalomesenterica zur Resorption der Dotterbestandtheile bedingt, ja dass die ganze Ausbildung der Embryonalhüllen (Amnion, seröse Hülle, Allantois) mit dem Dottergehalt des Eies in einem gewissen ursächlichen Zusammenhang steht.

In diesem Sinne verstanden und genauer interpretirt, haben die früher citirten Aussprüche von Whitman und Rauber, sowie die Theorie der organbildenden Keimbezirke von His eine gewisse Berechtigung in sich. Allerdings muss man den richtigen Kern von präformistischen Vorstellungen, die sich leicht an ihn anhängen, reinigen. In Bezug hierauf hebe ich noch einmal, um von vornherein keine Missverständnisse aufkommen zu lassen, besonders hervor, was ich schon in einem anderen Buch aus einander gesetzt habe:

Die Ungleichheiten, die man an der unbefruchteten Eizelle in der Vertheilung von Protoplasma und Dotter beobachten kann, ebenso auch die Ungleichheiten, welche während des Furchungsprocesses in der Grösse und Anordnung der Embryonalzellen und in ihrem Gehalt an Dottermaterial entstehen, haben zunächst mit der Organdifferenzirung gar nichts zu thun. Wie beim unbefruchteten, so spricht auch beim befruchteten und abgefurchten Ei nichts dafür, dass die Zellen der verschiedenen, am Ei unterscheidbaren Bezirke schon die specificirten Substanzanlagen besonderer Organe repräsentiren; vielmehr müssen wir behaupten, dass erst dem weiteren Gang der Entwicklung vorbehalten ist, darüber zu entscheiden, was aus den einzelnen Zellen werden wird.

Eine jede Störung, die wir vor oder nach dem Eintritt des Furchungsprocesses setzen, sei es, dass wir einen Theil der Substanz dem Ei ganz wegnehmen oder sie zerstören, oder dass wir durch Eingriffe Lage- und Formveränderungen am entwicklungsfähigen Material vornehmen oder durch chemische Substanzen seine Eigenschaften verändern, kann eine vollkommen andere Verwendung, in dem einen Fall der Substanz des ungetheilten Eies, in dem anderen Fall der schon gebildeten Embryonalzellen, bei der Entwicklung des embryonalen Körpers hervorrufen; ja, es kann sogar dasselbe Material durch besondere Umstände veranlasst werden, anstatt in einen einfachen Embryo sich in zwei oder sogar drei Embryonen umzuwandeln.

Darum, weil im gewöhnlichen Lauf der Dinge ein Stadium der Entwicklung das nächstfolgende und so fort nach einer festen Norm und in scheinbar strenger Nothwendigkeit aus sich entstehen lässt, dürfen wir nicht schliessen, es müsse nun jedesmal so sein, und es könne überhaupt nicht anders hergehen, als ob gleichsam das in ferner Zukunft liegende Ereigniss schon im frühesten Stadium fertig vorbereitet und eingeschlossen sei und nur der Zeit harre, um in die Erscheinung zu treten.

Wer solche Gedankengänge hegt, verkennt, wie ich schon mehrfach hervorgehoben habe, die Bedeutung der Umstände oder der äusseren Ursachen für den Process der Entwicklung, und er kommt so schliesslich nothgedrungener Weise dazu, Eigenschaften in die Eizelle hinein zu schachteln, welche ihr ganz fremd sind.

Man darf über die Art der Causalität, die zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien besteht, sich keine falschen, phantastischen Vorstellungen bilden, indem man den festen Boden der durch Anschauung gewonnenen Erfahrungen verlässt und, über sie hinausgehend, den einzelnen Zuständen des Eies Eigenschaften andichtet, welche sinnliche Anschauung nicht lehrt.

Wenn z. B. die ungleiche Vertheilung von Protoplasma und Dottereinschlüssen im unbefruchteten Ei eine der Ursachen ist, dass später Bezirke ungleich grosser Zellen entstehen, die sich zugleich auch durch verschiedenen Gehalt an Protoplasma und Dotter unterscheiden, so liegt doch bei diesem ursächlichen Verhältniss auf der Hand, dass beide Anordnungen etwas sehr Verschiedenes sind. Die ungleiche Dottervertheilung in der einfachen Eizelle ist in jeder Hinsicht ein ganz anderes Verhältniss als die Zusammensetzung der späteren Embryonalform aus kleineren und grösseren, substantiell etwas von einander verschiedenen Zellen. Daher kann man auch gewiss nicht sagen, dass die kleineren und grösseren Zellen im Ei schon vor Beginn des Furchungsprocesses präformirt seien, wie denn zum Beispiel von Kernsubstanz in den später von Zellen eingenommenen Substanzbezirken keine Spur anzutreffen ist. Nur Ursachen für ihr späteres Zustandekommen oder allgemeine Anlagen dafür sind in der ganzen Organisation der Eizelle, einmal in der Eigenschaft ihrer Vermehrbarkeit durch Theilung, zweitens in der allgemeinen Disposition ihrer Dottersubstanzen gegeben.

Schon das Wort „**Anlage**“, wenn man es richtig versteht, besagt ja, dass über das, was werden kann, erst noch entschieden werden muss — durch andere Momente und Umstände. Ein solches Moment ist hier die Eigenschaft der Zelle, sich zu theilen, wobei der Kern die führende Rolle spielt.

Aber auch wenn dieses eine Moment in richtiger Weise eintritt, so kann immer noch aus der Anlage etwas Verschiedenes hervorgehen, je nach den weiteren Umständen, die noch in dieser oder jener Weise hinzutreten können. Es kann der Furchungsprocess eines bestimmt organisirten Eies die mannigfaltigsten, einander sehr unähnlichen Variationen darbieten, je nachdem wir die im Ei gegebene Anlage (Disposition der verschiedenen Substanzen) äusseren Eingriffen aussetzen. Das Kernmaterial kann dadurch im Eiraum in der verschiedenartigsten Weise vertheilt werden; die Zellen können andere Formen- und Grössenverhältnisse annehmen.

Trotzdem sind alle diese durch äussere Momente künstlich erzeugten Verschiedenheiten ziemlich gleichgültig für den Fortgang und das Product der Entwicklung, und lehren, wie ich schon hervorhob, dass die Organisation des Eies, welche auf der Einlagerung von Deutoplasma beruht, doch schliesslich nur ein untergeordnetes Moment von secundärer und vergänglicher Art im Entwicklungsprocess ist.

Das Wesentliche in den ersten Entwicklungsstadien ist nur die Zerlegung des Eies in Zellen. Mag die Zerlegung

in dieser oder jener Weise vor sich gehen, in jedem Fall entsteht doch immer eine zusammengehörige Masse von Embryonalzellen, welche die Anlage für das nächstfolgende Stadium abgeben.

Zu dem gleichen Ergebniss führt uns auch die vergleichende Embryologie der ersten Entwicklungsstadien bei einigem Nachdenken.

Eier von Thieren, die verschiedenen Stämmen angehören, können einen sehr ähnlichen Furchungstypus und ähnliche embryonale Anfangsformen darbieten, während Eier aus nahe verwandten Abtheilungen ein und desselben Stammes sich in sehr verschiedener Weise furchen und in der Beschaffenheit ihrer Keimblase und Gastrula ausserordentlich differiren (Fische, Amphibien, Vögel, Säugethiere).

Die Einlagerung von Dottermaterial in das Ei drückt daher den ersten Embryonalstadien, dem Furchungsprocess, dem Stadium der Keimblase, Gastrula etc. etc., ein ganz charakteristisches Gepräge auf, aber auf das Wesen der Thierart selbst und daher auch auf die Entstehung einer besonderen Thierspecies hat es keinen Einfluss.

Denken wir uns aus dem Ei der Amphibien, Reptilien und Vögel den Nahrungsdotter ganz entfernt, dagegen die nun klein gewordenen Zellen in eine ihnen zusagende Nährlösung eingebettet, so würden sie sich, je nach ihrer Art, zu genau denselben Thierformen entwickeln müssen.

Aus diesem Grunde lassen sich die im Dottermaterial enthaltenen Anlagen der Eizelle im Hinblick auf die Endform, die erreicht werden soll, als untergeordnete Factoren des Entwicklungsprocesses bezeichnen; somit kommen wir auch auf diesem Wege zu demselben Resultate, zu welchem uns schon der Vergleich des Eies und der Samenzelle geführt hatte, dass der Samenfaden, obgleich er des Dottermateriales vollständig entbehrt, doch ebenso gut Träger der Arteigenschaften ist als das oft viel tausend Mal grössere Ei.

## II. Ei und Samenfaden als gleichwerthige Träger der Arteigenschaften. Das Idioplasma als innerer Factor des Entwicklungsprocesses.

Aus Gründen, die im Buch „Die Zelle“ (S. 275—286) aus einander gesetzt worden sind, wurde einerseits von Nägeli der Begriff des Idioplasmas als des Trägers der erblichen Eigenschaften entwickelt, andererseits von mir nachzuweisen versucht, dass das Idioplasma in der Kernsubstanz von Ei- und Samenzelle enthalten ist.

Für die Berechtigung solcher begrifflichen Unterscheidungen spricht ferner sowohl die im vorausgegangenen Abschnitt angestellte Betrachtung, als auch eine Analyse der Processe, die sich von der Befruchtung an im Ei vollziehen.

Mit dem Beginn des Entwicklungsprocesses wird das Ei der Schauplatz sehr complicirter chemischer Stoffumwandlungen. Die durch Verschmelzung von Ei und Samenkern entstandene winzige Substanzmasse beginnt nach einem gewissen Rhythmus zu wachsen und sich dabei nach einem Gesetz im Eiraum zu vertheilen. Während das Ei nach seiner Entleerung aus dem Eierstock als Ganzes nicht mehr wächst, beginnt mit dem Eintritt der Entwicklung die kleine Substanzmasse, in welcher wir das Idioplasma Nägeli's erblicken, auf Kosten der angesammelten Nährmaterialien zu wachsen.

Die chemische Zusammensetzung des Eies wird dadurch auf das Gründlichste umgeändert. Um sich eine Vorstellung davon zu machen, wie viel Eimaterial während der Entwicklung in Kernsubstanz übergeführt wird, vergleiche man die ungetheilte Eizelle mit der aus der Eihaut ausschlüpfenden Larve eines Echinoderms. Dort beträgt die Kernsubstanz kaum einen tausendsten Theil des Eies und bei sehr dotterreichen Eiern sogar nur einen geringen Bruchtheil eines millionstel Theils. Hier hat sie auf Kosten des Protoplasmas so zugenommen, dass sie schätzungsweise ein Drittel oder ein Viertel der Gesammtmasse der ursprünglichen Eisubstanz ausmacht.

Diese chemische Seite des Entwicklungsprocesses ist aller Beachtung werth. Denn wie ich schon in meiner 1894 erschienenen Abhandlung: „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung“ mit Nachdruck hervorgehoben habe, ist am Anfang der embryonalen Entwicklung „das Wesentlichste und Wichtigste die Vermehrung, Individualisirung und gesetzmässige Vertheilung der Kernsubstanz“.

In chemischer Hinsicht lassen sich in der Entwicklung des Eies drei verschiedene Perioden unterscheiden, welche ein durchaus charakteristisches Gepräge tragen.

### a. Erste Periode in der Eientwicklung.

Die erste Periode gehört der Vorentwicklung des Eies im Ovarium an. Die während ihrer Dauer sich abspielenden chemischen Processe bestehen in einer Aufnahme und Ausbildung von Nährmaterialien, durch welche bei manchen Thierarten das Ei eine für einen Elementartheil ganz colossale Grösse erreicht. In seinem morphologischen Charakter wird hierbei das Ei nicht verändert, es bleibt — mag es auch die gewaltigsten Dimensionen annehmen — eine einfache Zelle.

### b. Zweite Periode in der Eientwicklung.

Erst mit der Reife und Befruchtung des Eies beginnt die zweite Periode, in welcher an Stelle der früheren ganz anders geartete chemische Processe plötzlich in den Vordergrund treten und alle Veränderungen beherrschen.

Eine ursprünglich kleine Stoffmasse, die durch Verschmelzung von Ei- und Samenkern gebildete Kernsubstanz, hebt jetzt plötzlich an, auf Kosten des übrigen vorher angesammelten Stoffgemenges periodisch zu wachsen; hierbei wird die Qualität der Eisubstanz, gleichzeitig aber auch ihre Organisation als Zelle Schritt für Schritt verändert: durch den Furchungsprocess, durch die Anlage der Keimblätter, durch die ersten Organanlagen. Die zweite Periode in der Eientwicklung kann daher auch als die Periode des Wachsthums der Kernsubstanz, gleichzeitig aber auch als organisatorische bezeichnet werden, da die chemischen Processe mit Zellen- und Organbildung einher gehen.

Durch das Wachsthum der Eizelle durch Stoffaufnahme (Nahrungsdotter) vor der Befruchtung ist die zweite oder die organisatorische Periode mit ihrem Wachsthum der Kernsubstanz so vorbereitet worden, dass nach der Befruchtung sofort die ihr eigenthümlichen chemischen Processe in beschleunigtem Tempo ablaufen können, weil es an dem geeigneten Material für Kern- und Zellenbildung nicht fehlt.

Wenn wir diesen Gesichtspunkt im Auge behalten, dann scheint mir der Schluss nicht so weit abzuliegen, dass diejenige Substanz, die wir in der zweiten Entwicklungsperiode allein wachsen sehen, auch für die anderen Vorgänge, die mit ihrem Wachsthum zusammenhängen, in erster Linie verantwortlich zu machen ist, also für die Zerlegung des Dottermaterials in Zellen, was wohl zur Zeit von Niemand mehr bestritten werden wird, dann aber auch für die Anordnung der Zellen und ihre Sonderung in die einzelnen Schichten und Organe, wobei die im VIII.—XII. Capitel besprochenen äusseren und inneren Factoren des Entwicklungsprocesses oder die Bedingungen in ihrer Art mitwirken.

So führt uns auch der eben durchgeführte Gedankengang wieder zur Hypothese, dass in der Kernsubstanz das Idioplasma oder der als Träger der erblichen Eigenschaften wirksamste Theil der Zelle zu suchen ist.

Als Einwand gegen unsere Auffassung hat man unter Anderem geltend gemacht, dass sich der Kern vom Protoplasma nicht trennen lasse, und dass er getrennt von ihm zu Grunde gehe, oder man hat dagegen angeführt, dass Kern und Protoplasma einen beständigen Stoffaustausch mit einander unterhalten.

Das sei Alles zugegeben, wie ich denn selbst stets hervorgehoben und Beweise dafür zu erbringen versucht habe, dass der Kern einen Einfluss durch seinen Stoffwechsel auf das Protoplasma ausübt und ebenso auch auf Kosten des Protoplasmas oder der in ihm eingeschlossenen Stoffe sich ernährt und wächst. Nur kann ich nicht hieraus, wie Verworn, als etwas Selbstverständliches den Schluss ziehen, dass dann jede Berechtigung fehle, einen einzigen Zellenbestandtheil als Vererbungsträger zu bezeichnen, und dass dann das Protoplasma der Zelle genau von dem gleichen Werth für die Vererbung wie der Kern sein müsse.

Wenn in einem centralisirten Organismus auch alle Theile zusammen gehören und von einander getrennt nicht zu bestehen vermögen, so kann doch jeder Theil im Organismus eine besondere Rolle spielen, welche aufzusuchen die Aufgabe der Wissenschaft ist.

Bei den höheren Organismen verlegen wir, worüber in früheren Zeiten ja auch sehr heftig gestritten worden ist, den Process des Denkens hauptsächlich in das Gehirn hinein und lassen uns in dieser Ansicht nicht dadurch stören, dass zwischen Hirn und dem übrigen Körper ebenfalls fortwährend ein Stoff- und Kraftwechsel stattfindet, durch welchen auch die Hirnfunctionen, wie Jedermann weiss, sehr wesentlich beeinflusst werden. Den Drüsen legen wir die Function, Verdauungssecrete zu bereiten, bei, obwohl doch der Blutkreislauf und das Nervensystem bei dem Vorgang auch betheiligt sind. Oder bleiben wir bei der Zelle stehen, so legen wir das Vermögen energischer Zusammenziehung der quergestreiften Muskelsubstanz bei, obwohl sie von dem Protoplasma, ferner wohl auch von dem Kern in vielen Beziehungen beeinflusst wird, ohne welche beide sie nicht bestehen kann, durch deren Vermittelung sie ernährt und immer wieder neugebildet wird.

Die Stoffwechselgemeinschaft verschiedener Gebilde eines Organismus kann daher wohl nicht als Grund gegen eine Theorie angeführt werden, durch welche dem Protoplasma und der Kernsubstanz eine verschieden hohe Organisation und eine damit zusammenhängende verschiedene Rolle als Träger erblicher Eigenschaften zugewiesen wird.

Auch wird damit selbstverständlicher Weise gar nicht geleugnet, dass bei der Entstehung eines Organismus das im Ei enthaltene Protoplasma oder soweit solches noch im Samenfaden zugegen sein sollte, auch dieses seine Eigenschaften direct vererbt. Das scheint uns selbstverständlich, ist auch im Buch „Die Zelle“ (S. 287) ausdrücklich erwähnt worden. Es beweist aber nichts gegen die durch viele Gründe unterstützte Theorie, dass für die Uebertragung erblicher Charaktere in erster Linie und zu allermeist die feinere Organisation des Idioplasmas oder der Kernsubstanz verantwortlich zu machen ist, jener Substanz, die durch ihren Einschluss in ein besonderes Bläschen den gröberen Vorgängen des Stoffwechsels im Ernährungsplasma entzogen ist und durch die complicirten Processe der Kerntheilung, ihr Verhalten bei der Reife und Befruchtung des Eies etc. etc. schon anzeigt, dass ihr durch ihre feinere Organisation eine besondere Rolle im Zellenleben zufällt. (Siehe Zusatz 1.)

### c. Die dritte Periode in der Eientwicklung.

Von der zweiten Periode, welche durch die Vermehrung der Kernsubstanz, ihre gesetzmässige Vertheilung im Eiraum und die hiervon beherrschten organisatorischen Processe in der Anordnung der Zellen gekennzeichnet wird, ist die dritte Periode ebenfalls wieder durch die Natur der chemischen Processe, welche in ihr die Oberhand gewinnen, sehr wesentlich verschieden. Es werden nämlich jetzt aus dem Eimaterial von den in verschiedene Organe gesonderten Zellen die sehr verschiedenartigen chemischen Producte gebildet, auf deren Anwesenheit die specifischen Leistungen der einzelnen Organe und Gewebe beruhen: Mucin, Chondrin, Glutin, Ossein, Elastin etc., specifische Drüsensecrete, die Substanz der Muskel- und Nervenfibrillen etc.

Indem mit der Gewebebildung die Plasmaproducte immer mehr anwachsen, treten ihnen gegenüber Protoplasma und Kernsubstanz selbst in den Hintergrund, gleichzeitig aber gewinnt der Organismus den höchsten Grad seiner Leistungsfähigkeit, welche an die verschiedenen Arten der Protoplasmaproducte gebunden ist. Diese können daher als die Arbeitsmittel des Organismus bezeichnet werden.

Die an dritter Stelle unterschiedenen chemischen Processe sind daher der Periode der histologischen Differenzirung und der functionellen Thätigkeit des Organismus eigenthümlich.

### Zusatz 1 zu Seite 269.

In seiner allgemeinen Physiologie (S. 526) bemerkt Verworn: „Mit dem Gedanken einer einzelnen «Vererbungssubstanz», die irgendwo in der Zelle localisirt sein und bei der Fortpflanzung übertragen werden soll, wird sich die physiologische Denkweise kaum jemals befreunden können. Eine Substanz, welche die Eigenschaften einer Zelle auf ihre Nachkommen übertragen soll, muss vor allen Dingen lebensfähig sein, d. h. muss einen Stoffwechsel haben, und dieser ist nicht möglich ohne ihren Zusammenhang mit den anderen, zum Stoffwechsel einer Zelle nöthigen Substanzen, d. h. ohne die Integrität aller wesentlichen Zellbestandtheile. Dann fehlt aber

jede Berechtigung, einen einzigen Zellbestandtheil als Vererbungsträger zu bezeichnen" etc.

Nach den auf Seite 268 und 269 gegebenen Erläuterungen kann ich nicht glauben, dass zu der Vererbungsfrage die Physiologen eine wesentlich andere Stellung als die Morphologen einnehmen sollten. Denn die Idioplasmatheorie von Nägeli, sowie die von mir und Strasburger aufgestellte Theorie, dass das hypothetische Idioplasma in den Kernsubstanzen der Zellen enthalten sei, ist aus physiologischen Erwägungen entsprungen, welche an Thatsachen der allgemeinen Anatomie angeknüpft worden sind; es sind also ihrem Wesen nach physiologische Theorieen. Der von Verworn als Gegenargument aufgestellte „physiologische Gesichtspunkt" des nicht trennbaren Stoffwechsels zwischen Kern und Protoplasma trifft gar nicht den Kernpunkt der Frage, um welche es sich in den oben genannten zwei Vererbungstheorieen handelt.

Der von Verworn aufgestellte Satz: „Was den Charakter einer jeden Zelle bestimmt, ist ihr eigenthümlicher Stoffwechsel" muss wohl richtiger in seiner zweiten Hälfte in die Worte geändert werden: „ist die ihr eigenthümliche Organisation".

## Literatur zu Capitel XVIII.

1) **Driesch.** *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Seite 13. Leipzig 1894.*
2) **Oscar Hertwig.** *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.*
3) *Derselbe. Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893.*
4) *Derselbe. Die Tragweite der Zellentheorie. Die Aula, Wochenbl. f. d. akadem. Welt. Jahrg. I. 1895.*
5) *Derselbe. Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Seite 170—196. Jena 1897.*
6) **Verworn.** *Allgemeine Physiologie. Seite 526. Jena 1895.*

## NEUNZEHNTES CAPITEL.

# Ergänzende Betrachtungen.

### I. Das biogenetische Grundgesetz.

In allen unseren Betrachtungen haben wir gleichsam als eine Maasseinheit für die Untersuchung der Organismenwelt die Zelle hingestellt. Sie steht im Mittelpunkt der Theorie der Biogenesis. Auf ihrer Eigenschaft, sich durch Theilung zu vermehren, beruht allein die Continuität der Entwicklung. Eingeschoben als Fortpflanzungszelle zwischen die auf einander folgenden Generationen sich entwickelnder, functionirender und wieder absterbender vielzelliger Individuen erhält sie allein den Lebensprocess der „naturhistorischen Art" mit ihren specifischen Eigenschaften.

Durch dergleichen Erwägungen wurden wir zu dem Begriff der Artzelle geführt, das heisst einer Zelle, in deren feinerer (micellarer) Organisation die wesentlichen Eigenschaften der Art als Bestimmungsstücke, übersetzt in das System von Zelleneigenschaften, enthalten sind. Aus so vielen Species sich das Pflanzen- und das Thierreich zusammensetzt, ebenso viele Artzellen sind in ihm zu unterscheiden. Sie sind die Repräsentanten der Species, deren wesentliche Charaktere in ihnen auf die einfachste Formel gebracht sind.

Aus philosophischen Gründen, die hier nicht weiter zu erörtern sind, nehmen wir die Hypothese an, dass die jetzt lebenden Pflanzen- und Thierspecies die bald mehr, bald minder complicirten Endproducte eines unendlich langen historischen Entwicklungsprocesses sind, in welchem sich die organische Lebenssubstanz — ich will mich hier eines sehr allgemeinen Ausdrucks bedienen —, beginnend mit Zuständen sehr einfacher Organisation, von Stufe zu Stufe allmählich erhoben hat.

Da nun die complicirteren, vielzelligen Vertreter der Art, die Individuen höherer Ordnung (das Soma Weismann's) ihrer Anlage nach schon durch die Organisation der Artzellen bestimmt werden, so müssen die letzteren in der Phylogenese ebenfalls eine correspondirende Entwicklung von einfacheren zu immer complicirteren Zuständen ihrer feineren Organisation durchlaufen haben. Wie sich ein kleines, gut angelegtes Capital durch

Zinsen vermehren und ins Ungemessene vergrössern kann, so wächst auch die in der Artzelle eingeschlossene Erbmasse, mit kleinen Anfängen beginnend, indem von Generation zu Generation Eigenschaften, welche im Lebensprocess der Art neu erworben werden, zum überlieferten Stammgut hinzugeschlagen werden.

In diesem Sinne spricht auch Nägeli „von einer Geschichte des idioplasmatischen Systems, welches in dem Laufe der Zeiten immer reicher gegliedert wird und daher mit der Generationenfolge immer reicher gegliederte Individuen erzeugt". „Den ganzen Stammbaum" bezeichnet er „im Grunde als ein einziges, aus Idioplasma bestehendes, continuirliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d. h. einen neuen individuellen Leib bildet. Es gestaltet sich dieses Kleid, entsprechend seiner eigenen Veränderung, periodisch etwas anders und stets mannigfaltiger und gibt jedes Mal mit dem Wechsel desselben auch den grössten Theil seiner eigenen Substanz preis."

Unsere Lehre, dass die Artzelle ebenso wie der vielzellige Repräsentant der Art im Allgemeinen eine fortschreitende und zwar correspondirende Entwicklung im Laufe der Phylogenese durchgemacht haben, scheint in einem Widerspruch zu dem „biogenetischen Grundgesetz" zu stehen. Nach der von Haeckel aufgestellten Formel „ist die Keimesgeschichte ein Auszug der Stammesgeschichte; oder: die Ontogenie ist eine Recapitulation der Phylogenie; oder etwas ausführlicher: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die thierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben."

Haeckel lässt den Parallelismus zwischen beiden Entwicklungsreihen allerdings „dadurch etwas verwischt sein, dass meistens in der ontogenetischen Entwicklungsfolge Vieles fehlt und verloren gegangen ist, was in der phylogenetischen Entwicklungskette früher existirt und wirklich gelebt hat".

„Wenn der Parallelismus beider Reihen," bemerkt er, „vollständig wäre, und wenn dieses grosse Grundgesetz von dem Causalnexus der Ontogenese und Phylogenie im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir bloss mit Hilfe des Mikroskopes und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die thierischen Vorfahren des Menschengeschlechtes von Anbeginn der organischen Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben. Jene Wiederholung der Stammesgeschichte durch die Keimesgeschichte ist eben nur in seltenen Fällen ganz vollständig und entspricht nur selten der ganzen Buchstabenreihe des Alphabets. In den allermeisten Fällen ist vielmehr dieser Auszug sehr unvollständig, vielfach durch Ursachen, die wir später kennen lernen werden, verändert, gestört oder gefälscht. Wir sind daher meistens nicht im Stande, alle verschiedenen Formzustände, welche die Vorfahren jedes Organismus durchlaufen haben, unmittelbar

durch die Ontogenie im Einzelnen festzustellen; vielmehr stossen wir gewöhnlich auf mannigfache Lücken."

Die Theorie der Biogenesis macht an der von HAECKEL gegebenen Fassung des biogenetischen Grundgesetzes einige Abänderungen und erläuternde Zusätze nothwendig, durch welche sich der oben hervorgehobene Widerspruch beseitigen lässt. Wir müssen den Ausdruck: „Wiederholung von Formen ausgestorbener Vorfahren" fallen lassen und dafür setzen: Wiederholung von Formen, welche für die organische Entwicklung gesetzmässig sind und vom Einfachen zum Complicirteren fortschreiten. Wir müssen den Schwerpunkt darauf legen, dass in den embryonalen Formen ebenso wie in den ausgebildeten Thierformen allgemeine Gesetze der Entwicklung der organisirten Lebenssubstanz zum Ausdruck kommen.

Nehmen wir, um unsern Gedankengang klarer zu machen, die Eizelle. Indem jetzt die Entwicklung eines jeden Organismus mit ihr beginnt, wird keineswegs der alte Urzustand recapitulirt aus der Zeit, wo vielleicht nur einzellige Amöben auf unserem Planeten existirten. Denn nach unserer Theorie ist die Eizelle zum Beispiel eines jetzt lebenden Säugethieres kein einfaches und indifferentes, bestimmungsloses Gebilde, als welches sie zuweilen hingestellt wird; wir erblicken in ihr ja das ausserordentlich complicirte Endproduct eines sehr langen historischen Entwicklungsprocesses, welchen die organisirte Substanz seit jener hypothetischen Epoche der Einzelligen durchgemacht hat.

Wenn schon die Eier eines Säugethieres von denen eines Reptils und eines Amphibiums sehr wesentlich verschieden sind, weil sie ihrer ganzen Organisation nach nur die Anlagen für ein Säugethier, wie diese für ein Reptil oder ein Amphibium, repräsentiren, um wie viel mehr müssen sie verschieden sein von jenen hypothetischen einzelligen Amöben, die noch keinen andern Erwerb aufzuweisen hatten, als nur wieder Amöben ihrer Art zu erzeugen!

Allgemein ausgedrückt, beginnt der Entwicklungsprocess bei der Entstehung eines vielzelligen Organismus nicht da, wo er vor Urzeiten einmal begonnen hat, sondern er ist die unmittelbare Fortsetzung des höchsten Punktes, bis zu welchem die organische Entwicklung bis jetzt geführt hat.

Mit der Zelle nimmt die Ontogenese für gewöhnlich wieder ihren Anfang, weil sie die elementare Grundform ist, an welche das organische Leben beim Zeugungsprocess gebunden ist, und weil sie für sich schon die Eigenschaften ihrer Art „der Anlage nach" repräsentirt und, losgelöst von der höheren Individualitätsstufe, die aus der Vereinigung von Zellen hervorgegangen ist, wieder im Stande ist, das Ganze zu reproduciren.

Die Eizelle von jetzt und ihre einzelligen Vorfahren in der Stammesgeschichte, die Amöben, sind nur, insofern sie unter den gemeinsamen Begriff der Zelle fallen, mit einander vergleichbar, im Uebrigen aber in ihrem eigentlichen Wesen ausserordentlich verschieden von einander. Denn das Idioplasma jener Amöben — so müssen wir schliessen — muss noch von einer relativ sehr einfachen micellaren Organisation sein, da es nur wieder Amöben hervorzubringen die Anlage hat; die Eizelle eines Säugethieres dagegen ist eine hochcomplicirte Anlagesubstanz, wie früher zu begründen versucht wurde.

Man muss in der Stammesentwicklung zwei verschiedene Reihen von Vorgängen aus einander halten:

1. Die Entwicklung der Artzelle, welche sich in einer steten, fortschreitenden Richtung von einer einfachen zu einer complicirteren Organisation fortbewegt,

2. die sich periodisch wiederholende Entwicklung der vielzelligen Individuen aus den einzelligen Repräsentanten der Art oder die einzelne Ontogenie, die im Allgemeinen nach denselben Regeln wie in den vorausgegangenen Ontogenieen erfolgt, aber jedes Mal ein wenig modificirt, entsprechend dem Betrag, um welchen sich die Artzelle selbst in der Phylogenese verändert hat.

Der Gedanke lässt sich durch ein Gleichniss noch besser veranschaulichen.

Die Zelle nimmt im Verhältniss zu dem aus ihrer Vereinigung entstehenden Organismus eine ähnliche Stellung ein wie der einzelne Mensch zum staatlichen Organismus. Wie die Zelle, so kann auch ein einzelnes, von einem bestehenden Staat losgetrenntes und auf eine unbewohnte Insel isolirtes Menschenpaar der Ausgang eines neuen Staatengebildes werden. Dieses wird bei Gleichheit der äusseren Factoren doch sehr verschieden ausfallen, je nach den Eigenschaften des isolirten Menschenpaares, je nachdem es der schwarzen, der rothen oder weissen Race angehört. Es wird aber auch verschieden ausfallen, wenn die Isolirung an Gliedern ein und derselben Race, aber zu weit entfernten Zeiten menschlicher Staatenbildung vorgenommen wurde. Ein Vorfahre aus einer zweitausendjährigen Vergangenheit, zum Beispiel am Beginn der deutschen Geschichte, wird sich auf der unbewohnten Insel in anderer Weise einzurichten beginnen, als ein jetzt lebender Vertreter derselben Race, der einen grossen Theil der Culturerrungenschaften vieler Jahrhunderte in seinem Gedächtniss bewahrt und sie zum Theil wieder seiner Descendenz überliefert. In beiden Fällen werden gleichfalls wieder die entstehenden Staatengebilde etwas verschieden ausfallen müssen, weil ihre Ausgangspunkte verschieden waren, weil die isolirten Menschenpaare die Träger der Cultur verschieden weit entwickelter Gemeinschaften waren, von welchen sie abgelöst wurden.

Aehnliche einschränkende und erläuternde Zusätze, wie sie für das einzellige Stadium gemacht wurden, sind auch in anderen Punkten zu dem Inhalt des biogenetischen Grundgesetzes hinzuzufügen. Allerdings besteht in gewissem Sinne, wie anzuerkennen ist, eine Parallele zwischen der phylogenetischen und der ontogenetischen Entwicklung. Von dem Boden der allgemeinen Entwicklungshypothese aus, auf welchem wir stehen, werden Formzustände, welche in der Kette der Vorfahren Endpunkte ihrer individuellen Entwicklung waren, von ihren Nachkommen jetzt als Embryonalstadien durchlaufen und so gewissermaassen recapitulirt. Auch sehen wir, dass embryonale Zustände höherer Thiergruppen mit den ausgebildeten Formen verwandter, aber im System tiefer stehender Thiergruppen mancherlei Vergleichspunkte darbieten.

Indessen sind bei einem tieferen Eindringen in den Gegenstand über der zu Tage tretenden Aehnlichkeit auch nicht die sehr wesentlichen Verschiedenheiten zu übersehen, welche in mehreren Beziehungen bestehen. Drei Punkte sind hervorzuheben.

Erstens ist das Zellenmaterial, welches innerhalb einer Vorfahrenkette die Grundlage für jeden einzelnen ontogenetischen Process bildet, in Bezug auf feinere Organisation und Anlage nach der oben gegebenen Auseinandersetzung jedes Mal ein verschiedenes, und zwar wächst die Verschiedenheit in steigender Progression, je weiter die Glieder der Vorfahrenkette aus einander liegen.

Der Gedanke lässt sich in die These zusammenfassen: Derselben ontogenetischen Stufe, welche im Laufe der Phylogenese periodisch wiederkehrt, liegt alle Mal ein etwas verändertes Zellenmaterial zu Grunde.

Hieraus ergibt sich unmittelbar als Consequenz der zweite Satz. Zwischen der ausgebildeten Endform eines Vorfahren und der correspondirenden Embryonalform eines weit entfernten Nachkommen, sagen wir also zwischen der phylogenetischen Gastraea und der Gastrula eines jetzt lebenden Säugethieres nach der Terminologie von Haeckel, besteht der sehr wichtige Unterschied, dass die letztere noch mit zahllosen Anlagen ausgestattet ist, welche der ersteren fehlen, und welche zu ihrer Verwirklichung im Entwicklungsprocess unaufhaltsam hindrängen. Die Gastrula ist somit als Träger bedeutender latenter Kräfte ein ganz anderes Gebilde als die Gastraea, welche nach Ausgestaltung ihrer Anlagen am Ziele ihrer Entwicklung angelangt ist. Gastraea und Gastrula werden von Zellen mit sehr verschiedenen Entwicklungstendenzen, die Gastraea von Zellen mit einfacherer, die Gastrula von Zellen mit entsprechend complicirterer Organisation aufgebaut.

Drittens wirken äussere und innere Factoren auf jede Stufe der Ontogenese wohl noch in höherem Grade umgestaltend ein als auf den ausgebildeten Organismus. Jede kleinste Veränderung, welche auf diese Weise am Beginn der Ontogenese neu bewirkt worden ist, kann der Anstoss sein für immer augenfälligere Formwandlungen auf späteren Stufen.

So sehen wir, wie die Masse des Deutoplasma und seine Vertheilung in der Eizelle allein schon genügt, um dem Furchungsprocess, der Bildung der Keimblätter, der Keimblase, der Gastrula, ein sehr verschiedenartiges Gepräge aufzudrücken; wir sehen sogar, dass das hervorgehobene Moment die Bildung der Körperformen, die Anlage des Darmes (seine Abschnürung vom Dottersack), die Anlage des Herzens aus zwei Hälften bei den meroblastischen Eiern etc. etc. bis in weit vorgerückte Stadien der Ontogenese auf das Nachhaltigste beherrscht. Ferner kann der Embryo durch Anpassung an besondere Bedingungen des embryonalen Lebens, welche vorübergehender Natur sind, Organe von ebenfalls vergänglicher Natur gewinnen, wie das Säugethierei die verschiedenen Embryonalhüllen, Amnion, Chorion und Placenta durch Anpassung an die Bedingungen, welche der längere Aufenthalt in der Gebärmutter mit sich bringt.

In dieser und anderer Weise können in die Ontogenese ganz neue Gestaltungen gewissermaassen neu eingeschoben werden (Caenogenese von Haeckel), Gestaltungen, welche in der Vorfahrenkette als ausgebildete Zustände nicht existirt haben und ihrer Natur nach nicht haben existiren können.

Ueberhaupt ist bei der Vergleichung ontogenetischer mit vorausgegangenen phylogenetischen Entwicklungsstufen immer im Auge zu behalten, dass in Folge der mannigfachsten Einwirkungen äusserer und innerer Factoren das ontogenetische System in beständiger Veränderung

begriffen ist, und zwar sich im Allgemeinen in fortschreitender Richtung verändert, dass daher in Wirklichkeit ein späterer Zustand niemals mehr einem vorausgegangenen entsprechen kann.

In einem Bild hat Nägeli das Verhältniss ganz passend ausgedrückt, indem er sagt: Die Anlagesubstanz, aus welcher sich ein neues Individuum entwickelt, „zieht mit jeder Generation ein neues Kleid an, d. h. sie bildet sich einen neuen, individuellen Leib. Sie gestaltet dieses Kleid, entsprechend ihrer eigenen Veränderung, periodisch etwas anders und stets mannigfaltiger aus".

Ontogenetische Stadien geben uns daher nur stark abgeänderte Abbilder von phylogenetischen Stadien, wie sie in der Vorzeit einmal existirt haben können, entsprechen ihnen aber nicht ihrem eigentlichen Inhalte nach.

Dass gewisse Formzustände in der Entwicklung der Thiere mit so grosser Constanz und in principiell übereinstimmender Weise wiederkehren, liegt hauptsächlich daran, dass sie unter allen Verhältnissen die nothwendigen Vorbedingungen liefern, unter denen sich allein die folgende höhere Stufe der Ontogenese hervorbilden kann.

Der einzellige Organismus kann sich seiner ganzen Natur nach in einen vielzelligen Organismus nur auf dem Wege der Zellentheilung umwandeln. Daher muss bei allen Lebewesen die Ontogenese mit einem Furchungsprocess beginnen.

Aus einem Zellenhaufen kann sich ein Organismus mit bestimmt angeordneten Zellenlagen und Zellengruppen nur gestalten, wenn sich die Zellen bei ihrer Vermehrung in feste Verbände zu ordnen beginnen und dabei nach gewissen Regeln, mit einfacheren Formen beginnend, zu complicirteren fortschreiten. So setzt die Gastrula als Vorbedingung das einfachere Keimblasenstadium voraus. So müssen sich die Embryonalzellen erst in Keimblätter anordnen, welche für weitere in ihrem Bereich wieder stattfindende Sonderungsprocesse die nothwendige Grundlage sind. Die Anlage zu einem Auge kann sich bei den Wirbelthieren erst bilden, nachdem sich ein Nervenrohr vom äusseren Keimblatt abgeschnürt hat, da in ihm das Bildungsmaterial für die Augenblasen mit enthalten ist.

So führt uns die Vergleichung der ontogenetischen Stadien der verschiedenen Thiere theils unter einander, theils mit den ausgebildeten Formen niederer Thiergruppen zur Erkenntniss allgemeiner Gesetze, von welchen der Entwicklungsprocess der organischen Materie beherrscht wird. Bestimmte Formen werden trotz aller beständig einwirkenden, umändernden Factoren im Entwicklungsprocess mit Zähigkeit festgehalten, weil nur durch ihre Vermittelung das complicirte Endstadium auf dem einfachsten Wege und in artgemässer Weise erreicht werden kann.

### Zusatz 1.

Den Widerspruch, welchen man zwischen der Theorie der Biogenesis und dem biogenetischen Grundgesetz construiren kann, und welchen wir durch unsere Erläuterungen zu demselben wohl beseitigt haben, hat Weismann auch der Idioplasmatheorie von Nägeli vorgeworfen. „Geradezu als

ein Widerspruch mit sich selbst," bemerkt er, „erscheint die Nägeli'sche Annahme, wenn man bedenkt, dass er das «biogenetische Grundgesetz» anerkennt, in den Stadien der Ontogenese somit eine abgekürzte Wiederholung der phyletischen Entwicklungsstadien sieht, und nun doch die einen aus einem andern Princip erklärt als die anderen. Die Stadien der Phylogenese beruhen nach Nägeli auf wirklicher, qualitativer Verschiedenheit des Idioplasmas; das Keimplasma also z. B. eines Wurmes ist qualitativ verschieden von dem des Amphioxus oder des Frosches oder des Säugethieres. Wenn aber derartige phyletische Stadien in der Ontogenese einer einzigen Art zusammengedrängt vorkommen, sollen sie nur auf verschiedenen «Spannungs- und Bewegungszuständen» ein und desselben Idioplasmas beruhen! Ich gestehe, mir scheint es ein zwingender Schluss, dass, wenn überhaupt das Idioplasma im Laufe der phyletischen Entwicklung seine specifische Beschaffenheit allmählich ändert, diese Veränderungen auch in der Ontogenese durchlaufen werden müssen, soweit dieselbe phyletische Stadien wiederholt.

Man fragt sich unwillkürlich, wie ein so scharfsinniger Denker wie Nägeli dazu kommt, einen solchen Widerspruch nicht zu sehen."

Ich glaube nachgewiesen zu haben, dass weder von Nägeli's, noch von meiner Seite ein Widerspruch vorliegt, sofern man nur das biogenetische Grundgesetz von dem richtigen Gesichtspunkt aus betrachtet.

## II. Das Princip der Progression in der Entwicklung.

Von mehreren Naturforschern, vor allen Dingen auch von Nägeli, ist das Princip aufgestellt worden, dass die Veränderung der Pflanzen und Thiere keine beliebige oder richtungslose sei.

„Sowie die Entwicklungsbewegung einmal im Gange ist," bemerkt Nägeli, „so kann sie nicht stille stehen, und sie muss in ihrer Richtung beharren. Ich habe dies früher das Vervollkommnungsprincip genannt, unter dem Vollkommeneren die zusammengesetztere Organisation verstehend. Minder Weitsichtige haben darin Mystik finden wollen. Es ist aber mechanischer Natur und stellt das Beharrungsgesetz im Gebiet der organischen Entwicklung dar. Vervollkommnung in meinem Sinne ist also nichts Anderes als der Fortschritt zum complicirteren Bau und zu grösserer Theilung der Arbeit und würde, da man im Allgemeinen geneigt ist, dem Worte mehr Bedeutung zu gewähren als dem ihm zu Grunde liegenden Begriff, vielleicht besser durch das unverfängliche Wort «Progression» ersetzt."

Von Darwinistischer Seite ist Nägeli's „Vervollkommnungsprincip" oder das „Princip der Progression", welches C. E. v. Baer mit einem weniger geeigneten Namen auch „Zielstrebigkeit" genannt hat, vielfach angegriffen und als eine teleologische und nicht naturwissenschaftliche Auffassungsweise getadelt worden.

Ich kann dem Tadel nicht beipflichten, möchte aber, indem ich das „Princip der Progression" annehme, ihm eine etwas andere Fassung geben, als es von Nägeli erhalten hat.

Wie ich in meiner Darstellung öfters hervorgehoben habe, lassen sich bei der causalen Erklärung des Entwicklungsprocesses innere und äussere Factoren desselben nicht von einander trennen, so dass nur in beiden zusammen der volle Grund für eine Erscheinung gefunden werden kann. In diesem Sinne bemerkte ich:

„Der Entwicklungsprocess, um verstanden zu werden, muss erfasst werden als ein kleines Stückchen des Naturverlaufs, das will heissen: Das Ei entwickelt sich in unmittelbarstem Zusammenhang, in steter Fühlung mit dem Naturganzen, unter Benutzung der es umgebenden Aussenwelt. Stoff und Kraft treten beständig in dasselbe aus und ein."

Daher halte ich es für richtiger, das Princip der Progression auf den Verlauf des Naturprocesses, dessen organisirtes Substrat eine bestimmte Organismenart ist, anzuwenden. Bei dieser Fassung hängt die bestimmte Richtung des Verlaufes von dem Zusammenwirken innerer und äusserer Ursachen ab; doch wird auch hierbei, was Nägeli besonders im Auge hat, die Eigenart des Processes in überwiegendem Maasse von der organisirten Substanz selbst, als dem Complicirteren, mithin von inneren Ursachen bestimmt.

Das Verhältniss ist in jeder Beziehung ein ähnliches wie bei einer irgendwie complicirter gebauten Maschine, bei welcher zwar die Triebkräfte von aussen geliefert werden, die Eigenart ihrer Leistung aber von inneren Ursachen, nämlich von ihrer Construction, abhängt.

Das wunderbarste Beispiel eines mit Progression einhergehenden Entwicklungsprocesses ist jede Ontogenese aus dem Ei. Denn jedes Stadium ist für das nächstfolgende die Anlage, welche unaufhaltsam zu ihrer Verwirklichung drängt, sowie auch die äusseren Bedingungen, Luft, Wärme, Nahrung, gewissermaassen die Betriebsmittel des Processes, gegeben sind. Selbst kleine Störungen können den Process in seiner Progression nicht aufhalten, da sie durch vielerlei Mittel überwunden und ausgeglichen werden, so dass der Gang der Entwicklung doch immer wieder in die durch die Anlage vorgezeichnete Bahn zurückgeführt wird und seinem gesetzmässigen Endziel entgegen drängt. Jeder organische Entwicklungsprocess zeigt uns, wenn wir in sein Wesen tiefer einzudringen versuchen, ein ausserordentlich grosses „Beharrungsvermögen".

Sollte nicht in derselben Weise, wie der vielzellige Organismus durch Epigenese aus dem Ei, auch die naturhistorische Art, wenn wir uns auf den Boden der Descendenzlehre stellen, sich nach dem Princip einer steten, gesetzmässigen Progression entwickeln, nicht als ein Spiel von Zufälligkeiten, sondern mit derselben inneren Nothwendigkeit, wie bei der Ontogenese aus der Blastula die Gastrula hervorgehen muss?

Während in der Ontogenese die fortschreitenden Veränderungen sich sehr rasch vollziehen, ist die Progression in der Phylogenese an sehr lange Zeiträume gebunden und erfolgt daher für unser Wahrnehmungsvermögen unmerklich.

Befunde der Palaeontologie sprechen, wie von Osborn besonders hervorgehoben wird, zu Gunsten der Nägeli'schen Theorie.

Sehr lehrreiche Beispiele für Entwicklungsprocesse mit Progression bieten uns endlich mannigfache Erscheinungen in der menschlichen Gesellschaft.

Die Entdeckung der Dampfmaschine ist, wie ähnliche Erfindungen, eine Ursache geworden, welche allmählich durch ihre stetige Wirkung unsere Productionsformen von Grund aus umgeändert und an Stelle der mittelalterlichen Zünfte und Stände völlig veränderte, der maschinenmässigen Fabrikation angepasste Organisationen geschaffen hat. In der Kette der Veränderungen, die sich hier in hundert Jahren vollzogen

haben, ist jede vorausgehende Veränderung die naturgemässe Ursache der folgenden.

Ebenso ruft jede neue wichtige Erfindung auf dem Gebiete des Verkehrswesens und der Technik neue Differenzirungen, neue complicirtere Gestaltungen in der menschlichen Gesellschaft hervor, Processe, welche sich langsam, aber stetig, nach einem Endziel gerichtet, mit Naturnothwendigkeit vollziehen.

Die menschliche Gesellschaft birgt daher in ihrer jetzigen Structur und in ihren Beziehungen zur Natur unzählige Anlagen, Triebkräfte für zukünftige Gestaltungen in sich. Wie der feudale Staat aus seinem Schooss in steter Progression den modernen Staat erzeugt hat, so trägt dieser wieder die Bedingungen in sich, aus denen sich im allmählichen Wandel, nicht als ein Product von Zufälligkeiten, sondern nach Gesetzen socialer Entwicklung, die nächste Stufe staatlicher Organisation gestalten wird.

## Literatur zu Capitel XIX.


1) **Haeckel.** *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. 4. Aufl. 1891.*
2) **Richard Hertwig.** *Lehrbuch der Zoologie. Seite 44—45. 4. Aufl. 1897.*
3) **Mehnert.** *Biomechanik erschlossen aus dem Princip der Organogenese. Jena 1898.*
4) **Nägeli.** *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.*
5) **Osborn.** *Alte und neue Probleme der Phylogenese. Merkel und Bonnet's Ergebnisse. Bd. III. 1894.*
6) **Weismann.** *Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.*

## ZWANZIGSTES CAPITEL.

### Historische Bemerkungen über die Stellung der Biogenesistheorie zu anderen Entwicklungstheorieen.

Die Biogenesistheorie geht vom Boden des allgemeinen Causalgesetzes aus. Sie nimmt daher auch, abgesehen von den zahlreichen Thatsachen, welche sich zu einem empirischen Beweismaterial zusammenstellen lassen, den Grundsatz an, dass, ebenso wie die unorganischen Körper durch äussere Factoren fortwährend verändert werden, auch die Organismen sich dem umgestaltenden Einfluss der Aussenwelt nicht entziehen können.

Die erste Grundlage der Biogenesistheorie ist daher der Lamarckismus, oder, wie sich NÄGELI ausdrückt, die „Theorie der bestimmten und directen Bewirkung".

Nach dem Causalgesetz müssen ferner auch die Theile innerhalb eines Organismus sich gegenseitig bestimmen und einen umändernden Einfluss auf einander ausüben, was sich ausser philosophischen Gründen ebenfalls wieder durch ein reichliches Beobachtungsmaterial erhärten lässt. Es ist daher consequent, anzunehmen, dass Veränderungen, welche der Organismus als Ganzes unter dem Einfluss der Aussenwelt erfährt, auch indirect Veränderungen in den das Ganze aufbauenden Theilen, zu denen selbstverständlicher Weise die Keimzellen gehören, nach dem Causalgesetz hervorrufen.

Eine zweite Grundlage der Biogenesistheorie ist mithin die Lehre von der Vererbung oder der Uebertragbarkeit erworbener Eigenschaften durch die Keimzellen auf die Nachkommen.

Die Entwicklung der Organismenwelt besteht daher aus continuirlichen, bestimmt gerichteten Processen, welche sich aus den Einwirkungen der Aussenwelt (äusseren Ursachen) auf complicirt beschaffene organische Substrate (innere Ursachen, Anlagen) ergeben. Folglich nimmt die Biogenesistheorie die Lehre von der Continuität des Entwicklungsprocesses und das Princip der Progression, das heisst: einer in bestimmter Richtung stetig fortschreitenden Entwicklung, an. Hierbei kann die fortschreitende Entwicklung sich sowohl in Vervollkommnung, was im Allgemeinen die Regel ist, als auch in einer Rückbildung von Organen und Organismen, was mehr die Ausnahme darstellt, in dem einzelnen Falle äussern.

Auf diesen drei Grundlagen, in Verbindung mit den Vorstellungen, zu welchen uns die allgemeine Anatomie und Physiologie der Zelle in neuerer Zeit geführt hat, ist die Theorie der Biogenesis entstanden, theils an die Lehren anderer Forscher anknüpfend, theils vielfach auch mit solchen in Widerspruch tretend und eigene Bahnen einschlagend.

Ein kurzer historischer Excurs mag auch hierüber noch zu weiterer Orientirung dienen; doch muss ihm gleich vorausgeschickt werden, dass eine nur einigermaassen erschöpfende und gleichmässige Darstellung weder beabsichtigt ist, noch im Rahmen des vorliegenden Buches uns ausführbar erscheint. Denn das Thema ist ein ausserordentlich umfangreiches und zugleich ein sehr verwickeltes, da die von verschiedenen Forschern aufgestellten sehr zahlreichen Entwicklungstheorieen sich aus sehr heterogenen Bestandtheilen zusammensetzen. Eine Grundlage, die hier angenommen, wird dort verworfen. Vor allen Dingen aber verbinden die einzelnen Forscher ihre allgemein theoretischen Anschauungen über das Wesen der Entwicklung wieder in sehr verschiedener Weise mit Vorstellungen vom feineren Bau der Organismen und besonders der Zelle.

Es ist daher sehr schwierig, einige leitende Gesichtspunkte bei der Vergleichung der verschiedenen Entwicklungstheorieen unter einander aufzustellen. Ich wähle als solche Leitgedanken 1. die Theorie der directen Bewirkung, 2. die Lehre von der Uebertragung erworbener Eigenschaften, 3. die Lehre von der Continuität im Entwicklungsprocess.

## I. Die Theorie der directen Bewirkung. Der Lamarckismus.

Es ist das grosse Verdienst von Lamarck, 1809 in seiner Philosophie zoologique in voller Klarheit den Grundsatz aufgestellt und mit Beweisen gestützt zu haben, dass „alle Organismen unseres Erdkörpers wahre Naturerzeugnisse sind, welche die Natur ununterbrochen seit langer Zeit hervorgebracht hat“ (Seite 30). Die Natur hat mit den unvollkommensten oder einfachsten begonnen und mit den vollkommensten aufgehört. Sie hat unter den veränderlichen Einflüssen der äusseren Verhältnisse „ihre Organisation stufenweise verwickelt“ (S. 138).

Für die Thiere besonders nimmt Lamarck an, dass bei einer wenn auch wenig beträchtlichen, aber anhaltenden Veränderung in den Verhältnissen, in welchen sie sich befinden, ihre Gewohnheiten und Bedürfnisse verändert werden, und dass dadurch auch ihre Organisation allmählich eine andere wird. Das von Lamarck aufgestellte Gesetz lautet in seinen eigenen Worten:

„Bei jedem Thiere, welches das Ziel seiner Entwicklung noch nicht überschritten hat, stärkt der häufigere und bleibende Gebrauch eines Organs dasselbe allmählich, entwickelt und vergrössert es und verleiht ihm eine Kraft, die zu der Dauer dieses Gebrauchs im Verhältniss steht; während der constante Nichtgebrauch eines Organs dasselbe allmählich schwächer macht, verschlechtert, seine Fähigkeiten fortschreitend vermindert und es endlich verschwinden lässt.“

Aehnliche Anschauungen, wie sie Lamarck in seiner Philosophie zoologique zusammengefasst hat, wurden am Ende des 18. und am Anfang unseres Jahrhunderts, wenn auch in weniger systematischer

und zusammenhängender Weise, von G. St. Hilaire in Frankreich, von Erasmus Darwin, dem Grossvater seines berühmten Enkels, in England, von Treviranus und Goethe in Deutschland geäussert. Es ist ein merkwürdiges Beispiel, bemerkt hierzu Darwin, wie zuweilen ähnliche Ansichten ziemlich zu gleicher Zeit mehrfach und unabhängig von einander auftauchen.

Als dann Charles Darwin 1859 durch sein epochemachendes Buch: „Ueber die Entstehung der Arten" die Descendenztheorie zu allgemeiner Geltung in wissenschaftlichen Kreisen brachte, legte er ausser seinem Princip vom Kampf ums Dasein und von der natürlichen Zuchtwahl auch ein grosses Gewicht auf den Lamarck'schen Factor. Er äussert sich über ihn besonders in dem fünften Capitel, in welchem er über die Wirkungen veränderter Bedingungen, über Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe, über correlative Abänderung handelt. In Bezug auf letztere hebt er hervor, dass die ganze Organisation der Pflanzen und Thiere „während ihrer Entwicklung und ihres Wachsthums so unter sich verkettet sei, dass, wenn in irgend einem Theil geringe Abänderungen erfolgen und von der natürlichen Zuchtwahl gehäuft werden, auch andere Theile geändert werden".

Noch mehr aber als in seinem Buch über die Entstehung der Arten hat Darwin den Lamarck'schen Factor in seinem grossen, später erschienenen Sammelwerk gewürdigt: „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication".

Gleichzeitig mit Charles Darwin hat sich in England Herbert Spencer mit der Entwicklungstheorie der Organismen von umfassenden philosophischen Gesichtspunkten aus beschäftigt und in systematischer Weise die Gesetze der organischen Formbildung und die Bedeutung äusserer und innerer Factoren klar zu stellen gesucht. Er legt dabei das grösste Gewicht auf das Princip der bestimmten und directen Bewirkung, zu deren Gunsten er zahlreiche Belege anführt, und erörtert am eingehendsten das von Milne Edwards aufgestellte Gesetz der physiologischen Arbeitstheilung und der physiologischen Integration.

Spencer's Ansichten sind theils in den zwei Bänden der Principien der Biologie, theils in dem kurzen, auch in deutscher Uebersetzung im Kosmos erschienenen Aufsatz „Die Factoren der organischen Entwicklung", theils in mehreren kleineren Streitschriften niedergelegt, in welchen er die neueren Theorieen von Weismann bekämpft hat. Am entschiedensten ist sein Standpunkt pointirt in dem gegen Weismann gerichteten Essay: „Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl".

In Deutschland hat Haeckel, welcher am erfolgreichsten für die Verbreitung der Descendenzlehre und des Darwinismus gewirkt hat, von vornherein auch die grosse Tragweite des Lamarck'schen Factors stets anerkannt. Als „oberstes Grundgesetz der Anpassung" stellt er in seiner generellen Morphologie (Bd. II S. 195) ausdrücklich den Satz auf: „Jede Anpassungserscheinung (Abänderung) der Organismen ist durch die materielle Wechselwirkung zwischen der Materie des Organismus und der Materie, welche denselben als Aussenwelt umgibt, bedingt, und der Grad der Abänderung (d. h. der Grad der morphologischen und physiologischen Ungleichheit zwischen dem abgeänderten Organismus und seinen Eltern) steht in geradem Verhältniss zu der Zeitdauer und zu der Intensität der materiellen Wechselwirkung

zwischen dem Organismus und den veränderten Existenzbedingungen der Aussenwelt."

Haeckel unterscheidet zugleich eine „indirecte und eine directe Anpassung", ferner Anpassungen 1. durch die Wirkungen äusserer Existenzbedingungen (Nahrung, Klima, Umgebung) und 2. durch die Wirkungen innerer Existenzbedingungen (Gewohnheit, Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe). Er macht endlich auch auf die Tragweite des Gesetzes der correlativen Anpassung aufmerksam, welches er in die Worte fasst: „Alle Abänderungen, welche in einzelnen Theilen des Organismus durch cumulative oder sonstige Anpassung entstehen, wirken auf den ganzen Organismus und oft besonders noch auf einzelne bestimmte Theile desselben zurück und bewirken hier Abänderungen, welche nicht unmittelbar durch jene Anpassung bedingt sind."

Am consequentesten unter allen Forschern in Deutschland — in England steht ihm Herbert Spencer am nächsten — hat wohl Nägeli in seinen Schriften, zumal in seiner mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre, den Standpunkt vertreten, welcher auch der meinige ist, und welchen ich in diesem Buch im Zusammenhang zu entwickeln versucht habe, dass „die Eigenschaften der Organismen die nothwendigen Folgen von bestimmten Ursachen seien". Im Gegensatz zum Darwin'schen Princip, das von beliebigen, richtungslosen Veränderungen ausgeht und sie allein durch Selection zur Erzeugung zweckmässiger und der Umgebung angepasster Naturproducte gerichtet und geordnet werden lässt, bezeichnet Nägeli seine Auffassung von der Entwicklung der Organismen als „die Theorie der bestimmten und directen Bewirkung" (l. c. S. 284).

Aehnliche Ideen vertritt Eimer in seinem Buch: Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens.

Ausser den angeführten, mehr theoretischen Schriften, welchen sich noch manche andere anreihen, ist der Lamarckismus in unserm Jahrhundert durch Sammlung von Thatsachen und Beweisen gefördert und weiter ausgestaltet worden. Theils durch directe Beobachtungen, theils durch physiologische Experimente ist auf botanischem und thierischem Gebiete gezeigt worden, wie die Ausbildung und die besondere Gestaltung von Organen und Geweben durch äussere Factoren, wie Schwerkraft, Druck und Zug, Wärme, Licht, chemische Stoffe etc., in bestimmter Weise beeinflusst wird.

Auf botanischem Gebiete erinnere ich an Schwendener, dessen Untersuchungen über das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen hier als mustergültige zu nennen sind, an Sachs und seine Schule, an die Arbeiten von Pfeffer, Goebel, Stahl, Vöchting, Klebs, Keller und vielen Andern. Die verschiedenen Umgestaltungen, die sich an den Organismen durch die angeführten Factoren bewirken lassen, hat Julius Sachs als Barymorphosen, Mechanomorphosen, Photomorphosen, Chemomorphosen zu classificiren gesucht.

Aehnlichen Bestrebungen begegnen wir auf thierischem Gebiete bei Zoologen, Physiologen und Anatomen, bei Klinikern und pathologischen Anatomen. Im Vordergrunde stehen hier die Untersuchungen über den Einfluss mechanischer Factoren auf die Entwicklung des Knochengerüstes. Man denke an die Arbeit von Sedillot 1864, sowie an die Entdeckung der nach mechanischen Principien durchgeführten

Architektur der Knochenspongiosa durch Hermann v. Meyer und an die sich anschliessende Literatur, von welcher Julius Wolff die beste Zusammenfassung in seinem Gesetz der Transformation der Knochen gegeben hat.

Eine andere Reihe von Untersuchungen betrifft die Einwirkung von Licht, Temperatur und chemischen Agentien. Es sei nur kurz auf die Namen von Dorfmeister, Fischer, Eimer und Weismann, Merrifield, auf Maupas, Nussbaum und Born, auf Bateson, Costa, Gies, Herbst, Hertwig, Kassowitz, Wagner, auf Loeb, Schmankewitsch, Pouchet und Chabry und Andere verwiesen.

Besonders zahlreiche Ergebnisse aber hat die experimentelle Forschung auf thierischem Gebiete durch das Studium der Correlationen, welche zwischen den einzelnen Organen stattfinden, zu Tage gefördert.

Pathologisch-anatomische und klinische Archive bilden hier eine reiche Fundstätte der verschiedenartigsten Thatsachen.

In einer Reihe von Arbeiten hat Roux das Studium der functionellen Anpassungen in Angriff genommen. Das compensatorische Wachsthum der Drüsen wird von Ponfick, Ribbert, Hofmeister, Petrone, Golgi, Podwyssozki, Ziegler, Rogowitsch u. A., die Blutbildung von Neumann, Bizzozero, Foa, Korn, Denys u. A., die Wachsthumscorrelationen von bindegewebigen Organen, im Bereich des Muskelgewebes und der Blutgefässe werden von Nothnagel, Bardeleben, Roux, Strasser, Thürler, Thoma u. A. untersucht.

Einen jüngsten Spross endlich auf diesem Gebiete bildet die Untersuchung der Wachsthumscorrelationen, welche zwischen den Zellen auf den frühesten Stadien des Entwicklungsprocesses stattfinden. Durch Untersuchungen zahlreicher jüngerer Forscher, welche durch eine lebhaft geführte Polemik angeregt wurden, sind hier in wenigen Jahren einige grundlegende Thatsachen festgestellt worden (Chabry, Chun, Crampton, Driesch, Fischel, Herlitzka, Hertwig, Jacques Loeb, Morgan, Rauber, Roux, Oscar Schultze, Wetzel, Wilson, Zoja).

So ist im Laufe der letzten 50 Jahre in der Literatur ein reiches Thatsachenmaterial über den Einfluss äusserer und innerer Factoren auf die Gestaltbildung bei Pflanzen und bei Thieren angehäuft worden. Von ihm habe ich in diesem Buche eine Zusammenstellung zu geben versucht, welche freilich noch eine sehr unvollständige ist und sich bei einer systematisch vorgenommenen Durchsicht der Literatur noch um viele Beispiele leicht würde vermehren lassen.

Während das Lamarck'sche Princip der bestimmten und directen Bewirkung von Darwin, Haeckel u. A. angenommen, besonders aber von Herbert Spencer und Nägeli in seiner ganzen Tragweite für die Erklärung der organischen Entwicklung erkannt worden ist, während ferner das Thatsachenmaterial, das sich zu seinen Gunsten verwerthen lässt, von Tag zu Tag wächst, hat es auch nicht an Stimmen gefehlt, welche sich gegen seine Bedeutung ausgesprochen haben.

Als entschiedenster und bedeutendster Gegner des Lamarckismus ist im Laufe der letzten zehn Jahre Weismann bei verschiedenen Gelegenheiten und in zahlreichen Schriften aufgetreten; er ist dabei in eine heftige und interessante literarische Fehde über die Ursachen der organischen Entwicklung mit Herbert Spencer gerathen. In seinen Streitschriften: 1. Die Allmacht der Naturzüchtung, 2. Neue Gedanken zur Vererbungsfrage, 3. Ueber Germinalselection, geht Weis-

MANN so weit, dem LAMARCK'schen Princip jede Bedeutung für die Veränderung der Organismenwelt abzusprechen. Als einziges natürliches Erklärungsprincip erkennt er nur den DARWIN'schen Factor, die Selection oder die Auslese des Existenzfähigen, mit einem Wort „die Allmacht der Naturzüchtung" an. „Naturzüchtung bewirkt nach WEISMANN allein alle Artanpassungen."

Wodurch WEISMANN in seine principielle Gegnerschaft gegen den Lamarckismus geführt worden ist, wird erst verständlich, wenn wir uns dem zweiten leitenden Gesichtspunkt zuwenden, welchen wir für die Vergleichung der verschiedenen Entwicklungstheorieen aufgestellt haben, was jetzt geschehen soll.

## II. Die Lehre von der Uebertragung erworbener Eigenschaften auf den Keim. (Die Vererbungstheorie.)

Eine nothwendige Ergänzung zum LAMARCK'schen Princip bildet die Lehre von der Uebertragung erworbener Eigenschaften auf den Keim. Dies spricht sich schon darin aus, dass LAMARCK in seiner zoologischen Philosophie sofort an die Formulirung seines ersten Hauptgesetzes (siehe Seite 281) ein zweites Gesetz angeschlossen hat, welches heisst:

„Alles, was die Thiere durch den Einfluss der Verhältnisse, denen sie während langer Zeit ausgesetzt sind, und folglich durch den Einfluss des vorherrschenden Gebrauchs oder constanten Nichtgebrauchs eines Organs erwerben oder verlieren, wird durch die Fortpflanzung auf die Nachkommen vererbt, vorausgesetzt, dass die erworbenen Veränderungen beiden Geschlechtern oder denen, welche diese Nachkommen hervorgebracht haben, gemein seien."

Zu seinen zwei Gesetzen fügt LAMARCK gleich noch die Worte hinzu: „Es sind dies zwei bleibende Wahrheiten, welche nur von Denen verkannt werden können, welche die Natur in ihren Verrichtungen noch nie beobachtet und verfolgt haben."

Beide Gesetze gehören allerdings untrennbar zusammen. Mit dem einen fällt nothwendiger Weise auch das andere. Denn wenn die Individuen während ihres Lebens in Folge äusserer und innerer auf sie einwirkender Factoren neue Eigenschaften zwar erwerben, sie aber nicht auf die Keimzellen übertragen können, so sind sie allerdings für die allmähliche Umgestaltung der Art absolut werthlos. Denn die Continuität der Entwicklung ist ja an diesem einen Punkte unterbrochen.

Wir sehen daher, dass alle Forscher, welche das LAMARCK'sche Princip angenommen haben, auch in dieser oder jener Form an der Lehre von der Vererbung erworbener Charaktere festhalten; so vor allen Dingen CHARLES DARWIN selbst, welcher sich zu ihrer Erklärung die Pangenesistheorie ausgedacht hat. HERBERT SPENCER, HAECKEL, NÄGELI.

HAECKEL hat in seiner generellen Morphologie ihm folgende Formulirung gegeben: „Das Gesetz der progressiven oder fortschreitenden Heredität oder der Vererbung erworbener Charaktere sagt aus, dass alle Descendenten von ihren Eltern nicht bloss die alten, von diesen ererbten, sondern auch die neuen, von diesen erst während ihrer Lebenszeit erworbenen Charaktere wenigstens theilweise erben.

Jeder Organismus vererbt auf seine Nachkommen nicht bloss die morphologischen und physiologischen Eigenschaften, welche er selbst von seinen Eltern ererbt, sondern auch einen Theil derjenigen, welche er selbst während seiner individuellen Existenz durch Anpassung erworben hat." (L. c. Seite 178.)

Indessen birgt die Frage nach der Vererbung erworbener Charaktere, wenn man tiefer in den Gegenstand einzudringen sucht und nach den Mitteln und Wegen frägt, wie und in welcher Form erworbene Eigenschaften auf den Keim übertragen werden, ihre Schwierigkeiten.

Zwar haben Darwin, Spencer, Hering und Nägeli sich Vererbungstheorieen zurechtgelegt, aber diese sind recht verschieden ausgefallen, wie die Pangenesistheorie von Darwin, die Gedächtnisstheorie von Hering und die Idioplasmatheorie von Nägeli.

In seiner Uebersicht über „Alte und neue Probleme der Phylogenese" konnte daher Osborn, selbst ein Anhänger der Lamarck'schen Principien, hervorheben: „Es muss zugegeben werden, dass der Lamarckismus an einem verhängnissvollen Mangel leidet; er ist nicht im Stande, eine Hypothese von heuristischem Werth über die Natur der Vererbung aufzustellen, ganz im Gegensatz zum Neu-Darwinismus mit seiner einfachen und prachtvollen ‚Stamm'- (stirp-) oder ‚Continuitätshypothese'. Wer an eine Uebertragung von erworbenen Variationen glaubt, wird offen zugeben müssen, dass wir gegenwärtig uns über den Mechanismus einer solchen Uebertragung keine Vorstellung zu machen im Stande sind. Damit schliessen wir jedoch nicht die Möglichkeit aus, dass ein solcher Mechanismus vorhanden ist, und es wäre unlogisch, wenn wir ihn ableugnen wollten, weil wir ihn nicht kennen. Andererseits ist es erstens sehr wahrscheinlich, dass wir noch nicht alle in der lebenden Materie thätigen Kräfte kennen: es kann sehr wohl eine bis jetzt noch völlig unbekannte Kraft vorhanden sein, und zweitens sind wir gezwungen, einen Mechanismus der genannten Art anzunehmen, wenn sich die Uebertragung erworbener Variationen inductiv nachweisen lässt."

Die Geschichte lehrt, dass gegen die Vererbbarkeit erworbener Charaktere sich zu allen Zeiten einzelne Forscher ausgesprochen haben, bald aus diesen, bald aus jenen Gründen. Von keiner Seite aber ist es mit solcher Energie und dialektischer Gewandtheit geschehen wie seit 15 Jahren von Weismann in seinen populär gehaltenen und polemisch gefärbten Schriften zur Entwicklungstheorie. Dadurch ist Weismann zum Vertreter einer besonderen Richtung geworden, die man als Neu-Darwinismus bezeichnet hat.

Indem Weismann die Vererbbarkeit functioneller Abänderungen oder erworbener Charaktere auf das Entschiedenste in Abrede stellt, wird er consequenter Weise auch zum Gegner des Lamarck'schen Princips, welches in der Descendenztheorie von Darwin, Haeckel, Spencer, Nägeli etc. eine so bedeutende Rolle spielt. Um die dadurch entstandene Lücke in der Descendenztheorie auszufüllen, muss er das von Darwin aufgestellte Princip weit über die von seinem Urheber gezogenen Grenzen selbst ausdehnen. Daher führt auch eine seiner Schriften den prägnanten Titel: „Die Allmacht der Naturzüchtung".

An Stelle der Entwicklung aus bestimmten Ursachen, an Stelle der Wirkungen der äusseren und der inneren Factoren des Entwicklungsprocesses tritt in Weismann's Theorieen als Ersatz die zufällige und richtungslose Variabilität der Keim-

zelle und Naturzüchtung auf allen Stufen der Entwicklung.

Anstatt den Versuch zu machen, den Ursachen und Wirkungen, überhaupt den Gesetzen in der Entwicklung der Organismenwelt nachzuforschen, werden unbestimmte, vieldeutige und „in metaphorischem Sinne" gebrauchte Ausdrücke, wie Kampf um's Dasein, Auslese, natürliche Zuchtwahl, als „erste Erklärungsprincipien" auf alle organische Naturprocesse ausgedehnt. Der Kampf um's Dasein, welchen Darwin pflanzliche und thierische Individuen unter einander und mit der Natur führen lässt, wird auch auf die im II. Capitel unterschiedenen untergeordneten Individualitätsstufen übertragen. Wir erhalten den Kampf der Theile im Organismus, welchen Titel Roux einer seiner Schriften gegeben hat. Und nicht nur führen die Organe, Gewebe und Zellen eines Organismus den Kampf um's Dasein mit einander, aus welchem sich Alles nach mechanischen Principien auf das Beste erklären soll, dasselbe Schauspiel wiederholt sich zwischen den kleinsten Theilchen der Zelle noch einmal; vom Keimplasma wird uns ebenfalls ein Kampf der Keimesanlagen mit Bevorzugung des Besseren von Weismann geschildert. (Siehe Zusatz Seite 288.)

An die Personalauslese von Darwin und Wallace schliesst sich die Histonalauslese von Wilhelm Roux, an diese die Germinalauslese oder die Intraselection, in welcher Weismann die letzte Consequenz der Anwendung des Malthus'schen Princips auf die lebende Natur erblickt.

Mit der Preisgabe der Vererbbarkeit erworbener Charaktere durchbricht Weismann die Continuität des Entwicklungsprocesses, welche in den Beziehungen des sich entwickelnden Körpers, der allein den Einwirkungen der Aussenwelt direct unterworfen ist, zu den in ihm eingeschlossenen Keimzellen (oder allgemeiner gesagt, zum Idioplasma) bestehen. Zum Ersatz der auf diesem Gebiete gelegenen natürlichen Erklärungsprincipien, die auf dem Causalgesetz fussen, bietet er die Hypothese einer Germinalselection, ohne uns aber des Näheren zu verrathen, in welcher Weise Ursachen auf die Keimzelle so einwirken können, dass aus dem Kampfe der Anlagen im Keim vielzellige, an alle möglichen Einwirkungen der Aussenwelt angepasste Körper hervorgehen können, und ohne uns einen Weg anzudeuten, auf welchem die Keimzelle, die doch am Beginn der Phylogenese an Anlagen sehr arm war, überhaupt ihre zahllosen Anlagen zu der höheren Organisation des aus ihr entstehenden vielzelligen Körpers hat gewinnen können.

Um die Schwierigkeit zu umgehen, die Erblichkeit zu erklären, hat Weismann unendlich viel grössere Schwierigkeiten einer causalen Erklärung der organischen Entwicklung in den Weg gestellt. Einen irgendwie triftigen Beweis aber gegen die Vererbbarkeit hat er in keiner seiner Schriften geführt. Theils wendet er sich gegen specielle Fälle, wie besonders die Vererbung von zufälligen Verletzungen (Narben, Circumcision etc.), auf welche wohl Niemand ein grosses Gewicht legen wird, theils hat er sich damit, wie Herbert Spencer, Nägeli und Andere sich die Uebertragung erworbener Charaktere vorstellen, gar nicht aus einander gesetzt.

Dass die erworbenen sichtbaren Structuren als solche vererbt werden, z. B. die Bälkchen der Spongiosastructur (siehe Weismann: Aeussere Einflüsse etc. S. 10), hat Niemand behauptet, welcher sich

tiefer mit dem Vererbungsproblem beschäftigt hat. Im Gegentheil wird von den Anhängern der Idioplasmatheorie und so auch von mir betont, dass die für Verrichtung besonderer Functionen entstehenden histologischen Differenzirungsproducte (die formed matter) stets von den Zellen als der bildenden Substanz unter den sie treffenden Reizen der Aussenwelt neu geschaffen werden; was daher vererbt wird, ist nicht die Structur als solche, sondern die Reizbarkeit der Zelle, unter bestimmten Bedingungen in gleicher Weise zu reagiren. Die Anlagesubstanz oder das Idioplasma ist es, welches sich unter den äusseren und inneren Factoren des Entwicklungsprocesses verändert, wie im Körper, so auch in den Keimzellen, und seine Eigenschaften vererbt.

Dem negirenden Standpunkt von Weismann hat man auch Beifall aus dem Grunde gespendet, dass man sich über den Mechanismus der Uebertragung erworbener Eigenschaften auf die Keimzellen keine klare Vorstellung hat machen können. Darauf ist nur zu antworten, dass es mit der mechanischen Erklärung vieler anderer Lebensprocesse auch nicht besser steht. (Man vergleiche meine Schrift: Mechanik und Biologie.)

Die Schwierigkeit, einen Mechanismus auszudenken, kann also auch kein Argument zu Ungunsten einer Vererbbarkeit erworbener Charaktere bilden. Alles in Allem kann es uns nicht als ein Vorzug irgend einer Entwicklungstheorie erscheinen, wenn sie ohne den Factor der Vererbung auszukommen versucht. Vielmehr erscheint uns in derartigen Versuchen eine Durchbrechung sowohl des Causalgesetzes und des mechanischen Princips, als auch der Continuität des organischen Entwicklungsprocesses vorzuliegen.

## Zusatz zu Seite 287.

Dass man durch Redewendungen, wie Kampf der Theile im Organismus, Intraselection, Histonalauslese, Germinalauslese, in dem Verständniss organischer Naturprocesse um keinen Schritt vorwärts kommt, scheint mir offen zu Tage zu liegen. Man erfährt hierdurch von dem, was sich im Organismus abspielt, nicht mehr, als der Chemiker von dem Zustandekommen einer chemischen Verbindung erfahren würde, wenn er sich mit der Formel eines „Kampfes der Molecüle im Reagenzglas", als einem chemischen Erklärungsprincip, zufrieden geben wollte.

## EINUNDZWANZIGSTES CAPITEL.

# Historische Bemerkungen über die Stellung der Biogenesistheorie zu anderen Entwicklungstheorieen.

(Fortsetzung.)

### III. Die Continuität im Entwicklungsprocess.

Mannigfach verschiedene Theorieen sind über die Art und Weise, wie im Entwicklungsprocess die Continuität gewahrt wird, aufgestellt worden.

Wir sprechen zuerst von den Thatsachen, welche durch ausgedehnte Beobachtungen festgestellt und als sichere Grundlagen von jeder Theorie zu berücksichtigen sind, alsdann von den einzelnen Theorieen selbst.

#### A. Die durch Beobachtung festgestellten Thatsachen.

Dank der Zellentheorie und der durch sie angeregten Untersuchungen wissen wir jetzt, dass die Continuität in der Entwicklung durch die Eigenschaft der Zelle, sich durch Theilung zu vermehren und neue Zellen ihrer Art hervorzubringen, gewahrt wird. Auf botanischem Gebiet verdanken wir diese Erkenntniss besonders den vorzüglichen Untersuchungen von Mohl und Nägeli, in der thierischen Histologie den Bemühungen zahlreicher Forscher, unter denen in erster Reihe Kölliker, Reichert, Remak und Virchow zu nennen sind. (Siehe Band I, Die Zelle, Seite 143—145.) Virchow hat zuletzt die grundlegenden Ergebnisse über die Zellengenese in der bekannten Formel zum Ausdruck gebracht: „Omnis cellula e cellula".

Durch eine zweite Reihe von Entdeckungen ist die für das Zellenleben nicht minder wichtige zweite Thatsache festgestellt worden, dass mit der Continuität der Zellgenerationen zugleich auch eine Continuität innerhalb der Kerngenerationen einhergeht.

1875 suchte ich für die Eizelle den Beweis zu erbringen, dass sie in keinem Moment ihrer Entwicklung ein kernloses Stadium durchläuft, wie fast allgemein angenommen wurde, dass vielmehr vom Keimbläschen direct der Eikern abstammt, dass hierauf vom befruchteten Eikern sich wieder die Kerne aller Embryonalzellen herleiten vermittelst eines Theilprocesses, der mit eigenthümlichen Formverände-

rungen einhergeht. Einen Beobachtungsfehler, den ich hierbei beging, indem ich den Eikern direct aus dem Keimfleck des Keimbläschens entstehen liess, stellte ich in einer zweiten, bald anschliessenden Arbeit über die Bildung der Richtungskörper richtig und erbrachte den Nachweis, dass bei dem Reifeprocess der Eier die Continuität der Kerngenerationen in einer sehr complicirten Weise gewahrt wird.

Im Anschluss an diese Untersuchungen betonte Richard Hertwig in einem kleinen Aufsatz, dass unsere Auffassung vom Kern einen ähnlichen Wandel wie unsere Auffassung von der Zelle erfahren müsse, dass ebenso wie bei der Zelle auch beim Kern die Bläschennatur etwas Nebensächliches sei, und dass bei allen physiologischen Processen als das Wirksame die durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe ausgezeichnete Kernsubstanz, das Nuclein, ebenso wie in der Zelle das Protoplasma, angesehen werden müsse.

Glänzende und ausgedehnte Untersuchungen von Strasburger, von Fol und Flemming, denen sich noch viele bedeutende Arbeiten anderer Forscher angereiht haben, stellten die Karyokinese im Pflanzen- und Thierreich in ihrer weiten, fast könnte man sagen, wenn man von den einzelnen Fällen directer Kerntheilung absieht, in ihrer allgemeinen Verbreitung fest; zugleich wiesen Richard Hertwig, Schmitz und Andere nach, dass auch Protisten, welche man vorher für kernlose Protoplasmagebilde gehalten hatte, ebenfalls mit Kernen, die sich durch Theilung vermehren, versehen sind.

Das in kurzer Zeit durch zahlreiche Forscher gesammelte imponirende Thatsachenmaterial fasste Flemming im Anschluss an die Virchow'sche Formel in die Formel „Omnis nucleus e nucleo" zusammen.

Eine dritte für die Continuität des Entwicklungsprocesses wichtige Thatsache hat die Entdeckung der feineren Vorgänge beim Befruchtungsprocess geliefert. Am Echinodermen-Ei gelang es mir 1875 festzustellen, dass ein Samenfaden in den Dotter eindringt, dass sein Kopf, welcher aus Chromatin besteht und nach den älteren Untersuchungen von La Valette vom Kern der Samenbildungszelle abstammt, zu einem Samenkern wird, dass Ei- und Samenkern einander entgegen wandern und durch ihre Vereinigung den mit neuen Kräften ausgestatteten Keimkern liefern, von welchem die weiteren Entwicklungsvorgänge beherrscht werden. Damit war eine materielle Grundlage für die Thatsache gewonnen, dass das neue Geschöpf, welches durch die geschlechtliche Zeugung entsteht, ein Mischproduct aus den Eigenschaften seiner beiden Erzeuger darstellt.

Durch zahlreiche Untersuchungen wurde die Gesetzmässigkeit dieser Vorgänge für das Pflanzenreich (Strasburger, Guignard), für das Thierreich (Fol, Flemming, Selenka, van Beneden, Boveri und Andere), für Protozoen (Richard Hertwig, Maupas) festgestellt; zugleich aber wurde unsere Erkenntniss des Processes auch noch weiter vertieft 1. durch die von E. van Beneden festgestellte Thatsache, dass Ei- und Samenkern genau äquivalente Mengen von färbbarer Kernsubstanz zur Constituirung des Keimkerns liefern, 2. durch die Entdeckung der Reductionstheilung (van Beneden, Boveri, Weismann, O. Hertwig, vom Rath, Rückert, Haecker, Brauer u. A.).

Eine vierte Reihe grundlegender Thatsachen endlich ergaben die Experimente von Driesch, Wilson, Morgan und Anderen, welche lehrten:

1. dass die durch die ersten Theilungen gelieferten Embryonalzellen nach ihrer Isolirung wieder Ganzgebilde liefern;

2. dass sich die gegenseitige Lage der Kerne in der Eizelle erheblich verändern lässt, ohne Störungen im Entwicklungsgang hervorzurufen.

## B. Hypothesen über die Continuität im Entwicklungsprocess.

Es würde uns zu weit führen, auf die zahlreichen verschiedenen Ansichten einzugehen, die in dieser Sache geäussert worden sind; wir müssen uns auf diejenigen beschränken, welche entweder historisch eine grössere Rolle gespielt haben, oder die bei den polemischen Erörterungen der letzten 10 Jahre besonders in den Vordergrund getreten sind.

Je nachdem die Hypothesen ohne Rücksicht auf die eben mitgetheilten Grundlagen der empirischen Forschung oder in Anknüpfung an dieselben ausgearbeitet worden sind, können wir sie in zwei Gruppen theilen.

Zur ersten Gruppe gehören die Hypothesen von Darwin und Galton, von Herbert Spencer, von Nägeli.

### Erste Gruppe.

#### 1. Die provisorische Hypothese der Pangenesis von Darwin.

In seinem grossen Werk über das Variiren der Thiere und Pflanzen hat Darwin auch zahlreiche Erscheinungen der Vererbung zusammengestellt und den Versuch gemacht, sie von einem gemeinsamen Princip aus zu erklären. Er nimmt an, dass im Körper der Pflanzen und Thiere die einzelnen Zellen sich nicht nur auf dem Wege der Theilung vermehren, sondern ausserdem zu allen Zeiten und während aller Entwicklungszustände des Organismus noch unsichtbar kleine Körnchen oder Atome von sich abstossen, welche in die Körpersäfte gelangen und mit dem Blut durch den ganzen Körper frei circuliren. Sie werden als die Zellkeimchen oder kürzer die „Keimchen" (gemmules) bezeichnet. Sie haben die Eigenschaft, wenn sie mit gehöriger Nahrung versorgt werden, sich durch Theilung zu vervielfältigen, sowie auch später wieder zu Zellen zu werden, gleich denen, von welchen sie herrühren. Sie haben ferner in ihrem schlummernden Zustand eine gegenseitige Verwandtschaft zu einander und werden dadurch veranlasst, sich entweder zu Knospen oder zu den Sexualelementen zu vereinigen.

Genau genommen wird daher ein Tochterorganismus nicht von einer Eizelle oder einer Knospe, sondern von allen Zellen der elterlichen Organismen gebildet, welche ihre Keimchen an die Sexualelemente abgegeben haben.

Die Entwicklung des Tochterorganismus aus dem Ei lässt Darwin in der Weise vor sich gehen, dass jedes Keimchen seine Zelle, von der es herstammt, wieder hervorbringt, und dass die Keimchen der verschiedenen Zellen in derselben Reihenfolge vermöge ihrer gegenseitigen Verwandtschaft zu einander in Thätigkeit gerathen, in welcher die ihnen entsprechenden Zellen in der Ontogenese ihrer Erzeuger sich folgten.

Indess brauchen — so lautet noch eine andere Annahme von Darwin — die von den Eltern dem Kind überlieferten Keimchen nicht alle in diesem selbst wieder zu Zellen entwickelt zu werden, sondern sie können oft viele Generationen hindurch in einem schlummernden Zustand als latente Anlagen vererbt und erst viel später entwickelt werden. Durch solche Annahme sollen die Erscheinungen des Atavismus und des Rückschlags auf entferntere Vorfahren erklärt werden.

Wie de Vries mit Recht hervorgehoben hat, setzt sich die Pangenesis aus zwei verschiedenen Hypothesen zusammen, die man getrennt beurtheilen muss:

1. aus der Hypothese, dass in jeder Keimzelle die einzelnen erblichen Eigenschaften des ganzen Organismus durch bestimmte unsichtbar kleinste Stoffeinheiten, die Keimchen, vertreten sind, welche sich durch Theilung vermehren;

2. aus der Hypothese, dass von allen Zellen des Körpers fortwährend Keimchen abgeworfen und wieder zu Keimzellen vereinigt werden. Man kann die zweite von der ersten Annahme als „Transporthypothese“ unterscheiden.

Wie von verschiedenen Seiten mit Recht schon hervorgehoben worden ist, stossen die Annahmen Darwin's auf so grosse Schwierigkeiten, dass sie von vornherein als sehr unwahrscheinliche und künstlich zurecht gelegte bezeichnet werden müssen.

Vom molecular-physiologischen Standpunkt aus hat Nägeli ihre Unmöglichkeit zu erweisen gesucht, indem er berechnete, dass die Pangenesishypothese eine solche Unsumme von Keimchen erforderlich macht, dass sie auch bei Annahme der geringsten zulässigen Grösse in der Erbmasse eines Samenfadens gar keinen Platz finden würden.

Mit nicht minderen Schwierigkeiten ist die Annahme einer Circulation der Keimchen verbunden, desgleichen die Annahme, dass sie sich ordnungsmässig vermöge besonderer Verwandtschaften zu einer Keimzelle vereinigen und dann bei der Entwicklung wieder ordnungsmässig zu den Geweben und Organen entwickeln sollen.

### 2. Galton's Theorie vom Stirp.

Bald nach dem Erscheinen von Darwin's provisorischer Hypothese der Pangenesis hat Francis Galton verbessernde Hand an sie anzulegen versucht. In einem 1875 erschienenen kurzen Aufsatz: „A theory of heredity“ bezweifelt er die allgemeine Gültigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften oder lässt sie wenigstens im Vergleich zur Vererbung angeborener Eigenschaften für das ganze Problem kaum in's Gewicht fallen. Er gibt dadurch den oben unterschiedenen zweiten und schwächsten Theil der Pangenesis, die sogenannte Transporthypothese, auf oder beschränkt sie wenigstens auf ein Mindestmaass.

Anstatt einer allgemein stattfindenden Abgabe und Circulation von Keimchen lässt er, falls überhaupt eine Uebertragung neu erworbener Charaktere stattfindet, nur selten einmal von der Körperzelle sich ein Keimchen ablösen, das in die Blutbahn geräth und so Gelegenheit erhält, sich mit den Geschlechtszellen zu vereinigen.

Zur Erklärung der Vererbung behält Galton nur den ersten Theil der Pangenesis, die Annahme zahlloser Keimchen, bei, die in den Geschlechtszellen und Knospen als Anlagemassen oder als Grundstock

für das neue Individuum, als „Stirp", eingeschlossen sind. Zum Ersatz der Transporthypothese lässt er den Stirp eine viel grössere Zahl von Keimchen beherbergen, als zur Entwicklung der zelligen Bestandtheile des künftigen Körpers nothwendig sind, so dass nur eine verhältnissmässig kleine Zahl von ihnen während einer Ontogenese zur Entwicklung gelangt.

Er nimmt also im Stirp zwei Gruppen von Keimchen an: Die eine Gruppe wird activ, sie leitet die Ontogenese des Individuums, indem die sich entwickelnden Keimchen den Charakter der einzelnen Zellen, Gewebe und Organe bestimmen. Die zweite Gruppe verharrt in einem gebundenen Zustand, vermehrt sich aber, auch wenn sie nicht zur Entwicklung kommt, geht in die Geschlechtsproducte des von der ersten Gruppe der Keimchen gebildeten Individuums über und stellt so den Stirp der folgenden Generation dar.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung findet nach Galton eine Vereinigung von zwei Stirps statt, von der Ei- und von der Samenzelle. Da nun aber im Laufe der Generationen der Stirp sein Volumen nicht verändert, muss er allmählich auf die Hälfte der Keimchen reducirt werden. Zu dem Zweck nimmt Galton zwischen den Keimchen, welche durch die Befruchtung zusammengeführt werden, „a sharp struggle for place" an, bei welchem Kampf um's Dasein die lebenskräftigsten Keimchen den Sieg davon tragen und später allein als Erbschaftsträger zur Geltung kommen.

Galton's Lehre vom „Stirp" hat sehr grosse Aehnlichkeit mit Weismann's Keimplasmatheorie, in welcher die in ihr enthaltenen Grundzüge im Detail weiter ausgearbeitet sind. Gegen beide lassen sich die gleichen Einwände erheben, so dass ihre weitere Besprechung auf später verschoben werden kann.

### 3. Herbert Spencer's Hypothese von den physiologischen Einheiten.

Um die Erscheinungen der Fortpflanzung und der Regeneration aus einem Princip zu erklären, welches sich auf das ganze Organismenreich anwenden lässt, macht Herbert Spencer die Annahme, dass Pflanzen und Thiere sich aus kleinsten Theilchen zusammensetzen, welche die Fähigkeit haben, aus sich wieder das Ganze oder verloren gegangene Theile desselben zu erzeugen.

[Auf die verwandte Ansicht von Joh. Müller braucht hier nicht näher eingegangen zu werden, da der Passus, welcher sie enthält, schon an einer früheren Stelle (Seite 215) aus seinem Lehrbuch der Physiologie wörtlich wiedergegeben worden ist.]

Herbert Spencer hat seine Hypothese in seinen Principien der Biologie, allerdings auch nur in kurzen und allgemeinen Umrissen, entwickelt. Er vergleicht die Fähigkeit eines Organismus, sich selbst wieder zu ergänzen, wenn einer seiner Theile abgeschnitten wurde, der Fähigkeit eines verletzten Krystalls, sich selbst zu ergänzen.

„In beiden Fällen wird die neu assimilirte Materie so abgesetzt, dass die ursprünglichen Umrisse wieder hergestellt werden. Und wenn wir hinsichtlich des Krystalls annehmen, dass das ganze Aggregat über seine Theile eine gewisse Kraft ausübe, welche die neu integrirten Molecüle zwinge, eine bestimmte Form anzunehmen, so müssen wir bei dem Organismus wohl eine analoge Kraft voraussetzen." Wie den

Krystall aus Molecülen, die nur in einem bestimmten System zu krystallisiren die Fähigkeit haben, so lässt H. Spencer jede Organismenspecies aus kleinen Einheiten aufgebaut werden, denen ein besonderer Bauplan zukommt, nach welchem sie sich selbst anzuordnen und die Gestalt des Organismus zu erzeugen streben, welchem sie angehören.

„Es scheint zunächst schwierig," bemerkt H. Spencer zu seiner Annahme, „sich vorzustellen, dass sich dies so verhalten könne; allein wir sehen, dass es so ist. Gruppen von Einheiten, die wir aus einem Organismus herausnehmen, besitzen in der That das Vermögen, das Ganze von Neuem aufzubauen; und wir sind somit genöthigt, anzuerkennen, dass allen Theilen des Organismus das Streben innewohnt, die specifische Form anzunehmen."

H. Spencer nennt die jeder Organismenart zu Grunde liegenden kleinsten Theilchen „die physiologischen Einheiten" und ihr Vermögen, sich in einer speciellen Form anzuordnen, ihre „organische Polarität" oder die Polarität der organischen Einheiten. Er lässt sie ihrem Bau nach weder chemischen Molecülen noch den Zellen der mikroskopischen Anatomie entsprechen, sondern zwischen beiden eine Mittelstellung einnehmen.

„Es scheint nichts Anderes übrig zu bleiben," bemerkt Spencer, „als anzunehmen, dass die chemischen Einheiten sich zu Einheiten unendlich viel complicirterer Art zusammenthun, als sie selbst sind, so complicirt sie auch sein mögen, und dass in jedem Organismus die durch eine solche weitere Verbindung hoch zusammengesetzter Molecüle erzeugten physiologischen Einheiten einen mehr oder weniger verschiedenen Charakter besitzen. Wir müssen schliessen, dass in jedem Falle irgend eine kleine Verschiedenheit in der Zusammensetzung dieser Einheiten zu einer entsprechenden geringen Verschiedenheit in dem gegenseitigen Spiel ihrer Kräfte führe und damit eine Verschiedenheit in der Gestalt erzeuge, welche das aus ihnen gebildete Aggregat annimmt."

### 4. Die Idioplasmatheorie von Nägeli.

Im Jahre 1884 veröffentlichte Nägeli seine „mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre", ein umfangreiches, vorwiegend in Speculationen sich bewegendes Werk, welches durch die Folgerichtigkeit der in ihm vorgetragenen Ideengänge einen grossen Einfluss nach vielen Richtungen ausgeübt hat.

Nägeli geht von dem Axiom aus, dass die mütterliche und die väterliche Erbmasse, welche bei der Zeugung zum Keim eines neuen Geschöpfes vereint werden, ungefähr gleich gross sind, obgleich der Vater zur befruchteten Eizelle bloss den hundertsten oder tausendsten Theil beigetragen hat. Er zieht hieraus den Schluss, dass in den Geschlechtsproducten und in allen aus dem befruchteten Ei abstammenden Zellen zwei verschiedene Arten von Substanzen enthalten sein müssen, welche er als Idioplasma und Ernährungsplasma unterscheidet. Dieses ist in dem Ei in sehr grosser Menge vorhanden und dient den Ernährungsprocessen, die sich in der Zelle abspielen, jenes macht nur einen sehr kleinen Bruchtheil des ersteren aus und ist der Träger der erblichen Eigenschaften, da in ihm jede wahrnehmbare Eigenschaft eines Organismus als Anlage enthalten ist. Jede Pflanze, jedes Thier hat daher ein besonderes, specifisches Idioplasma.

Im Vergleich zum Ernährungsplasma ist das Idioplasma eine höher organisirte, fester gefügte und weniger leicht veränderliche Substanz. Es ist — wie Nägeli, seine Micellartheorie weiter ausbauend, annimmt — aus Schaaren von Micellen zusammengesetzt, welche zu höheren Einheiten verschiedener Ordnung verbunden sind und die Anlagen für Zellen, Gewebssysteme und Organe darstellen. In ihm sind die zusammengesetzten, sichtbaren Eigenschaften eines Organismus gleichsam in ihre einfachsten Elemente zerlegt etc.

Nägeli lässt ferner die Micellen zu Strängen verbunden sein, die als ein Netzwerk das Ernährungsplasma der Zelle durchziehen und von hier sich continuirlich auf andere Zellen fortsetzen, so dass der ganze Organismus von einem zusammenhängenden Netzwerk von Idioplasmafäden durchsetzt ist.

Da jeder Faden alle Anlagen enthält, die das betreffende Individuum als Keimzelle geerbt hat, so ist jede Zelle des Organismus idioplasmatisch befähigt, zum Keim für ein neues Individuum zu werden. Ob diese Befähigung sich verwirklichen kann, lässt Nägeli von der Beschaffenheit des Ernährungsplasmas abhängen.

Das Idioplasma verursacht in den Zellen chemische und physikalische Veränderungen dadurch, dass in seinen Strängen in Folge irgend welcher Anstösse bestimmte Micellgruppen in Thätigkeit treten, und beeinflusst dadurch den Verlauf der Ontogenese.

Es kann endlich selbst in der Configuration seiner Micellen, allerdings nur langsam und im Verlauf grösserer Zeiträume, unter dem Einfluss äusserer Reizwirkungen Veränderungen erfahren. Alle „von der Aussenwelt auf den Organismus ausgeübten Reize werden auf das Idioplasma fortgepflanzt. Da der Organismus bei jedem Wechsel der Ontogenese zu Grunde geht und nur das Idioplasma ausdauert, so bewirken die äusseren Einflüsse einzig in dem letzteren bleibende Veränderungen, welche erst, nachdem sie zu fertigen und entfaltungsfähigen Anlagen sich entwickelt haben, an dem Organismus sichtbare Umbildungen hervorbringen". (Seite 535.)

„Die von aussen kommenden Reize treffen den Organismus gewöhnlich an einer bestimmten Stelle; sie bewirken aber nicht bloss eine locale Umänderung des Idioplasmas, sondern pflanzen sich auf dynamischem Wege auf das gesammte Idioplasma, welches durch das ganze Individuum in ununterbrochener Verbindung sich befindet, fort und verändern es überall in der nämlichen Weise, so dass die irgendwo sich ablösenden Keime jene localen Reizwirkungen empfunden haben und vererben". (Seite 534.)

Auf diesem Wege nimmt also Nägeli ebenso wie Herbert Spencer eine Uebertragung neu erworbener Charaktere an.

So etwa lauten die Hauptgedanken der Idioplasmatheorie, an welche ihr Urheber noch nach vielen Richtungen hin lehrreiche und geistreiche Erörterungen angeknüpft hat. Eine gewisse Uebereinstimmung derselben mit der Theorie der physiologischen Einheiten in den allgemeinsten Fragen lässt sich nicht verkennen, obschon die Ausführung im Einzelnen ihr ein ganz anderes Aussehen verleiht.

Beide Theorieen haben ihre starke und ihre schwache Seite in derselben Richtung.

Ihre Stärke liegt bei beiden in der streng logischen und auf guter Grundlage durchgeführten Speculation. Bei der einen wie bei

der andern scheinen mir ihre grundlegenden Sätze und die daraus abgeleiteten Folgerungen nicht leicht zu widerlegen. In speculativer Hinsicht glaube ich sie daher als die Fundamente bezeichnen zu müssen, auf welchen in Zukunft jede Entwicklungs- und Vererbungstheorie wird weiter bauen müssen.

Die schwache Seite besteht sowohl bei Spencer's Lehre von den physiologischen Einheiten, wie bei Nägeli's Lehre vom Idioplasma darin, dass sie reine Speculationen sind, dass sie in der vorliegenden Form keine Verbindung mit der empirischen Forschung gestatten und sie daher auch nicht beeinflussen können. Damit fehlt ihnen aber für ihre eigene weitere Entwicklung der feste Grund und Boden, welcher in den Erscheinungen der realen Wirklichkeit für alle Naturwissenschaft gegeben ist.

Zur Zeit, als Herbert Spencer seine Hypothese der physiologischen Einheiten aufstellte, war die allgemeine Anatomie und Physiologie noch nicht weit genug ausgebildet. Dagegen lagen die Verhältnisse anders, als Nägeli 1884 sein Werk herausgab. Wie er selbst hervorhebt, wollte er mit Absicht nicht den Versuch machen, seine Idioplasmatheorie mit der Zellentheorie in irgend eine nähere Verbindung zu bringen (Seite 72), weil die Zelle zwar eine für den morphologischen Aufbau sehr wichtige Einheit, aber nicht etwa allgemein die Einheit schlechthin sei.

„Unter Einheit," bemerkt er, „müsse man, physikalisch aufgefasst, ein System von materiellen Theilen verstehen. Es gebe demnach in der organischen Welt eine grosse Zahl von über- und untergeordneten Einheiten: die Pflanzen- und Thierindividuen — die Organe, Gewebstheile — Zellgruppen (im Pflanzenreich z. B. die Gefässe und Siebröhren) — die Zellen —. Theile von Zellen (Pflanzenzellmembranen, Plasmakörper, Plasmakrystalloide, Stärkekörner, Fettkügelchen etc. — die Micelle — die Molecüle — die Atome. Bald trete die eine, bald die andere Einheit in morphologischer und physiologischer Beziehung charakteristischer und ausgeprägter hervor. Somit sei kein Grund, warum bei einer allgemeinen Theorie eine besondere Stufe der Gestaltung begünstigt sein solle."

Wenn nun auch mit Nägeli anzuerkennen und nicht aus dem Auge zu verlieren ist, dass es in der organischen Welt mehrere einander übergeordnete Einheiten gibt (vergleiche Capitel II), so ist doch ebensowenig zu übersehen, dass im ganzen Organismenreich die Zelle als Einheit sowohl in morphologischer, als in physiologischer Hinsicht unter allen übrigen elementaren Einheiten ganz besonders in den Vordergrund tritt. Durch die Forschung ist dies auch thatsächlich anerkannt, wie die biologische Literatur der letzten 30 Jahre lehrt. Insbesondere aber ist die Einheit der Zelle bei der Vererbungslehre nicht zu umgehen, weil ja nachgewiesenermaassen die Einheiten, vermittelst welcher sich die Arten durch Fortpflanzung erhalten, Sporen, Ei- und Samenfaden von Pflanzen wie von Thieren den Formenwerth von Zellen haben.

Hier stehe ich ganz im Gegensatz zu Nägeli, mit dessen Grundanschauungen ich sonst so vielfache Berührungspunkte habe, indem ich daran festhalte, dass eine Vererbungstheorie mit der Zellentheorie in Uebereinstimmung zu bringen sein muss und dann erst wirkliche Früchte erfolgreicher Naturerkenntniss bringen wird.

Das rein Speculative, was Nägeli als einen Vorzug, betrachte ich als die schwache Seite seiner Theorie, deren wissenschaftlichen Werth ich im Uebrigen sehr hoch schätze. Ich kann daher zwar in diesem einen Punkt, aber sonst in keiner Beziehung dem harten und ungerechten Urtheil von Jul. Sachs beistimmen, wenn er sagt (S. 1202): „Die Darwin'schen Keimchen, die von den Zellen abgegeben werden, und Nägeli's ‚Idioplasma', das in Form unsichtbar feiner Fäden den Organismus durchzieht, sind wohl die sonderbarsten Blüthen, welche die moderne Naturwissenschaft gezeitigt hat: trotzdem hat jede dieser Lehren sofort ihre begeisterten Anhänger gefunden. Der einzige Berechtigungsgrund einer Hypothese oder einer Theorie liegt darin, dass sie fruchtbar ist, dass aus ihr neue Gedanken, neue Forschungswege gefunden werden: was lässt sich aber aus diesen Phantasiegebilden ableiten?"

### Zweite Gruppe.

Die zweite Gruppe von Theorieen, deren Charakteristik uns noch beschäftigen soll, gehört der jüngsten Zeit an, vom Jahre 1884 an gerechnet. In ihnen bildet einen hervorstechenden gemeinsamen Zug das Bestreben, die theoretischen Speculationen mit den durch die empirische Forschung gewonnenen, schon oben kurz besprochenen Ergebnissen der allgemeinen Anatomie und Biologie in Verbindung zu setzen und in ihnen eine feste Grundlage für theoretische Verallgemeinerungen zu finden.

Besonders in Deutschland, auf das ich hier meine historische Skizze beschränke, sind viele Forscher in der angedeuteten Richtung mit Eifer thätig, von Botanikern namentlich Strasburger und Hugo de Vries, von Anatomen und Zoologen Oscar Hertwig, Roux, Weismann und Driesch.

Die Darstellung, wie sich die leitenden Gedanken entwickelt haben, ist mit einigen Schwierigkeiten verknüpft. Denn fast jeder Forscher ist mit einer Anzahl oft in kurzen Zwischenräumen sich folgender Schriften auf dem Plan erschienen. Die Fäden durchkreuzen und verweben sich. Von der einen Seite aufgestellte Ansichten werden von der anderen aufgegriffen, modificirt und um- und weitergebildet.

Zwei mit unverkennbarer Lebhaftigkeit geführte literarische Fehden spielen dazwischen: einmal eine mit mehrfacher Replik und Gegenreplik verbundene Polemik zwischen Weismann und Herbert Spencer, und zweitens eine nicht minder heftige Polemik, an welcher sich auf der einen Seite Weismann und Roux, auf der anderen Seite Hertwig und Driesch betheiligten.

Bei dieser Sachlage empfiehlt es sich, erst eine orientirende Uebersicht über die Zeitfolge zu geben, in welcher sich die einzelnen Schriften der an der Bewegung betheiligten Forscher gefolgt sind, verbunden mit einer kurzen Charakteristik der einzelnen verschiedenen Theorieen; zum Schluss werde ich dann noch eine Zusammenstellung ihrer hauptsächlichsten Differenzpunkte geben.

Im Jahre 1884 veröffentlichten gleichzeitig und unabhängig von einander Oscar Hertwig und Ed. Strasburger zwei Schriften über Befruchtung und Vererbung: 1. Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung; 2. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsprocess bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Anknüpfend an ihre

früheren Untersuchungen des Befruchtungsprocesses und an das kurz vorher erschienene Werk von NÄGELI, kamen beide zu dem Ergebniss, dass die Kerne, welche bei der Befruchtung allein eine Rolle spielen, die Träger der erblichen Eigenschaften sind, daher das Idioplasma von NÄGELI beherbergen. Beide lassen die in den Zellkernen eingeschlossene Erbmasse durch den Process der Zelltheilung im Körper gleichmässig verbreitet werden und nähern sich dadurch ebenfalls den NÄGELI'schen Anschauungen.

Als Beweise für die von mir vertretene Auffassung führte ich an: 1. den Verlauf des Befruchtungsprocesses, 2. die Aequivalenz der von den beiden Erzeugern bei der Befruchtung zusammentretenden Kernstoffe, 3. die an keiner Stelle unterbrochene Continuität der Kerngenerationen, 4. die complicirten Erscheinungen der Karyokinese, welche auf eine gleichmässige Vertheilung der Kernsubstanzen hinauslaufen, 5. die Isotropie des Protoplasmas. An diese fünf Beweisgründe liessen sich späterhin noch einige andere anreihen. (Man vergleiche hierüber Buch I, Die Zelle, Seite 276.)

In seiner ein Jahr später (1885) erschienenen Schrift: „Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung," trat WEISMANN der Ansicht bei, dass die Kernsubstanz das Idioplasma sei, baute aber im Uebrigen in der zuerst von GALTON eingeschlagenen Richtung weiter. Er unterschied im Idioplasma einen die Ontogenese leitenden, in seine einzelnen Anlagen aus einander fallenden Theil und das eigentliche Keimplasma (den Stirp GALTON's), welcher unverändert auf die Geschlechtsproducte der folgenden Generation übertragen wird und auf diese Weise allein die Continuität des Entwicklungsprocesses bewahrt. Dementsprechend unterschied er auch zwischen den sterblichen Somazellen und den unsterblichen Keimzellen.

Durch die WEISMANN'sche Continuitätslehre war die NÄGELI'sche Vorstellung vom Idioplasma in ihren wesentlichen Grundzügen preisgegeben und der Gegensatz der Ansichten, welcher bei den nachfolgenden polemischen Erörterungen eine so grosse Rolle gespielt hat, festgestellt.

In der WEISMANN'schen Richtung bewegten sich auch mehrere von 1885 an herausgegebene Abhandlungen von ROUX, deren wichtigstes theoretisches Ergebniss im Namen der Mosaiktheorie einen bezeichnenden Ausdruck gefunden hat. Einzelne durch Experiment gewonnene Befunde, welche ROUX beschrieb, waren sehr geeignet, WEISMANN noch mehr in den von ihm eingeschlagenen Bahnen fest zu halten.

Einen neuen Gedanken in das Vererbungsproblem brachte der holländische Botaniker HUGO DE VRIES durch seine interessante Schrift: Intracellulare Pangenesis (1889). Er knüpft seine Ansichten an DARWIN's Pangenesis an, insofern er kleinste Keimchen, die er Pangene nennt, als stoffliche Träger der erblichen Eigenschaften annimmt, verwirft aber dabei vollständig die Transporthypothese. Im Anschluss an die von STRASBURGER und mir aufgestellte Theorie lässt er allein in den Kernen, und zwar gleichmässig in allen Zellen eines Organismus alle erblichen Anlagen der Art vertreten sein.

Um zu erklären, wie Anlagen activ werden und den Charakter einer Zelle bei der Ontogenese etc. bestimmen, stellt er die Hypothese auf, dass von den zahlreichen Pangenen, die in den Kernen meist in einem inactiven Zustand als Erbmasse vereinigt sind, einige activ

werden und dabei in das Protoplasma der Zelle einwandern. Wegen dieser ihm eigenthümlichen Annahme, dass ein Transport der Keimchen innerhalb der Zelle zwischen Kern und Protoplasma stattfinde, bezeichnete DE VRIES seine Vererbungstheorie als intracellulare Pangenesis.

Vielleicht kann der von DE VRIES neu ausgesprochene Gedanke für die Erklärung mancher Vorgänge in der Zelle noch fruchtbar werden, wie ich bereits in der „Zelle" (man vergleiche Seite 287. 288) hervorgehoben habe.

In den Jahren 1890 und 1892 erschienen meine zwei Abhandlungen: 1. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen, und 2. Urmund und spina bifida.

In ersterer stellte ich kurz meinen abweichenden Standpunkt von der Lehre WEISMANN's fest, in letzterer, sowie in einem Vortrag (1892): „Aeltere und neuere Entwicklungstheorieen", trat ich mit einigen Gründen der Mosaiktheorie von ROUX entgegen.

Gegen WEISMANN hob ich hervor: „Als ich den Kern wegen seines Verhaltens beim Befruchtungsprocess als den Träger der Vererbungssubstanzen erklärte, sah ich einen grossen Vorzug dieser Theorie gerade darin, dass der Kern eine Substanz ist, die in derselben Form und Beschaffenheit in jeder Zelle wiederkehrt, eine Substanz, die den gröberen Vorgängen des Stoffwechsels durch ihren Einschluss in ein besonderes Bläschen mehr entzogen ist, eine Substanz, die durch einen complicirten Theilungsprocess, wie es scheint, in gleicher Menge von der Mutterzelle auf die Tochterzellen ausgetheilt wird und keine Differenzirung eingeht. Wie NÄGELI sein hypothetisches Idioplasma durch den ganzen Körper als Gerüstwerk verbreitet sein lässt, so enthält nach meiner Theorie auch jede Zelle des Körpers als Abkömmling des Eies Erbmasse in ihrem Kern, während die specifischen Leistungen an die Entwicklung der Plasmaproducte gebunden sind. Durch den Besitz dieser Erbmasse trägt jede Zelle die Möglichkeit in sich, unter geeigneten Bedingungen aus sich das Ganze zu reproduciren. Daraus lässt sich eine Fülle von Erscheinungen der Zeugung und Regeneration erklären."

„WEISMANN hat diesen Vorzug beseitigt, indem er die von STRASBURGER und mir unabhängig und in etwas verschiedener Weise begründete Vererbungstheorie kurze Zeit nach ihrer Veröffentlichung auf seine Keimplasmatheorie übertragen hat, die von ganz anderen Gesichtspunkten aus entstanden ist."

Der Mosaiktheorie von ROUX und seiner These: „Die Entwicklung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryos ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit, und zwar aus mindestens vier verschiedenen, sich selbständig entwickelnden Stücken" stellte ich die Antithese gegenüber: „Die Theile eines Organismus entwickeln sich in Beziehung zu einander, oder die Entwicklung eines Theiles ist abhängig von der Entwicklung des Ganzen. Die Entwicklung eines Organismus ist also keine Mosaikarbeit."

Inzwischen versuchte WEISMANN seine Theorie in der Richtung, welche schon in der Schrift über die Continuität des Keimplasmas deutlich vorgezeichnet ist, bis in feinere Details noch weiter auszubauen, wobei er gleichzeitig auch Bestandtheile der von DE VRIES entwickelten Lehre von den Pangenen mit aufnahm. So entstand das

umfassende, 1892 erschienene Buch über das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, auf welches sich wohl der früher citirte Ausspruch von Osborn bezieht, dass der Neu-Darwinismus mit seiner einfachen und prachtvollen „Stamm-" oder „Continuitätshypothese" einen Vorsprung vor dem Lamarckismus voraus habe.

Weismann macht hier die Annahme, dass das im Keim enthaltene Keimplasma eine verwickelte Architektur, eine Zusammensetzung aus Idanten, Iden, Determinanten und Biophoren besitzt. Ein Theil des Keimplasmas wird als Stirp für die nächstfolgende Generation reservirt, von dem anderen Theil aus wird die Ontogenese des Individuums, des vergänglichen Somas, geleitet dadurch, dass er nach einem Plan, der in der Anordnung seiner Elemente voraus bestimmt ist, in seine tausende und hunderttausende Einzelanlagen zerlegt wird, welche den Charakter der Zellgruppen und Zellen der einzelnen Vererbungsstücke bestimmen.

Weismann stellt sich somit auf denselben Standpunkt wie Roux in seiner Mosaiktheorie. Er geräth mit seinen Annahmen einer festen präformirten Architektur des Keimplasmas, durch welche der Verlauf der Ontogenese bis ins kleinste Detail im Voraus genau geregelt ist, ganz in die Gedankenrichtung der alten Evolutionisten, und so erklärt er denn gleich im Vorwort: „Ich kam zuletzt zu der Einsicht, dass es eine epigenetische Entwicklung überhaupt nicht geben kann. Im ersten Capitel dieses Buches wird man einen förmlichen Beweis für die Wirklichkeit der Evolution finden, und zwar einen so einfachen und naheliegenden, dass ich heute kaum begreife, wie ich so lange an ihm vorüber gehen konnte."

Betreffs weiterer Einzelheiten kann auf die schon im sechsten Capitel gegebene Analyse der Keimplasmatheorie verwiesen werden.

Das Hypothesengebäude von Weismann, in bestechender Form vorgetragen, konnte für den der Sache ferner stehenden Leser gut gefugt erscheinen; gibt man ein paar Voraussetzungen zu, so scheint ein Schluss sich aus dem andern mit Nothwendigkeit zu ergeben. Die Sachlage ist dieselbe, wie bei der Pangenesis, mit welcher sich alle von Darwin zusammengestellten Vererbungserscheinungen auf das Beste und Einfachste erklären lassen, sowie man die Hauptannahmen: 1. die Abgabe der Keimchen, 2. ihren Transport, 3. ihre Zusammenordnung nach inneren Verwandtschaften, als zulässig anerkennt.

Weismann's Grundannahmen bieten aber sowohl von allgemeinen biologischen Gesichtspunkten, als auch vom Standpunkt der allgemeinen Anatomie und Physiologie der Kritik manche schwache Stelle als Angriffspunkt dar. Zugleich fügte es der Gang der empirischen Forschung, dass Schlag auf Schlag vermittelst des Experimentes die Thatsachen festgestellt wurden, welche von mir unter den empirischen Grundlagen an vierter Stelle aufgeführt sind, und welche der Hypothese von der Auseinanderlegung des Keimplasmas und der Mosaiktheorie von Roux von Grund aus widersprechen, dagegen schlagende Beweise für die entgegengesetzten Theorieen von Spencer und Nägeli, von mir und Driesch sind.

Daher nahm ich jetzt noch einmal Gelegenheit, der evolutionistischen Keimplasmatheorie von Weismann und der Mosaiktheorie von Roux gegenüber meinen entgegengesetzten Standpunkt in breiterer Ausführung zu entwickeln im ersten Heft meiner 1894 herausgegebenen Zeit- und Streitfragen der Biologie. Indem ich als

Titel die Frage „Präformation oder Epigenese?“ aufwarf, suchte ich zugleich in meinem Sinne die „Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen“ aufzustellen.

Die Ideengänge sind im Wesentlichen dieselben, wie sie in diesem Buch, durch ein umfangreicheres Beobachtungsmaterial gestützt und weiter im Detail ausgeführt, wiederkehren, doch unterliess ich es damals noch, auf die Frage nach der Vererbbarkeit erworbener Charaktere einzugehen, welche hier in den Capiteln XVI und XVIII erörtert ist.

Auf das erste Heft liess ich 1897 noch ein zweites folgen unter dem Titel „Mechanik und Biologie“, um mich mit den von Roux vertretenen Ansichten aus einander zu setzen.

Gleichzeitig mit meiner Streitschrift: „Präformation oder Epigenese“ hat Driesch, dem wir eine Anzahl grundlegender Entdeckungen verdanken, auch seinen theoretischen Standpunkt zu präcisiren versucht in seiner Schrift „Analytische Theorie der organischen Entwicklung“. Sein Standpunkt gleicht im Wesentlichen dem meinigen, indem er jede Zelle mit dem vollen Idioplasma ausgestattet sein lässt. Die Ursache für ihre verschiedenartige Differenzirung im Laufe der Entwicklung sieht er wie ich in den Bedingungen, in welche die Zellen gerathen; er fasst daher die Grundansicht seiner Theorie in den Satz zusammen: „Die prospective Bedeutung jeder Blastomere ist eine Function ihrer Lage im Ganzen.“

Die Roux-Weismann'sche Theorie erklärt Driesch ebenfalls für unfruchtbar und nennt sie wegen ihrer unsicheren Fundamente und zahlreichen Hilfsannahmen, welche die Grundannahme wieder aufheben, „eine auf die Spitze gestellte Pyramide: unten die hypothetische Grundansicht, darauf Hilfsannahme auf Hilfsannahme.“

Seine Ansichten als Ganzes charakterisirt er als: Theorie der epigenetischen Evolution.

Seitdem hat Weismann noch mehrfach das Wort zum Lamarckismus und zur Vererbungsfrage ergriffen, sowie den Neu-Darwinismus noch weiter fortzubilden versucht in den Schriften: 1. Allmacht der Naturzüchtung 1893; 2. Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize 1894; 3. Neue Gedanken zur Vererbungsfrage 1895; 4. Ueber Germinalselection 1896.

---

Wenn wir am Ende unseres historischen Ueberblicks die besprochenen Theorieen noch einmal unter einander auf ihre Aehnlichkeit und Verschiedenheit vergleichen, so können wir sie je nach der Stellung, welche ihre Autoren zu einigen Hauptgesichtspunkten einnehmen, in drei Gruppen eintheilen.

Zur ersten Gruppe gehört allein Darwin's provisorische Hypothese der Pangenesis. Sie nimmt in vieler Hinsicht eine Sonderstellung ein wegen der Annahme einer Abgabe und eines Transports der Keimchen und lässt sich dadurch an die „Extracttheorieen“ älterer Naturforscher anreihen. Dagegen ist die Hypothese kleinster Stoffeinheiten, welche einzelne Eigenschaften des zusammengesetzten Organismus repräsentiren, ein Bestandtheil vieler anderer Theorieen geworden; besonders kehren Darwin's Keimchen wieder in den Pangenen von de Vries und den Biophoren Weismann's.

Eine zweite natürliche Gruppe bilden die älteren Theorieen von Joh. Müller, Herbert Spencer und Nägeli und die auf den neueren

Errungenschaften der allgemeinen Anatomie und Physiologie basirten Theorieen: die Biogenesis von mir, die Theorieen von Strasburger und Driesch, die intracellulare Pangenesis von de Vries. Sie haben alle das Gemeinsame, dass sie die Substanz, welche Träger der erblichen Eigenschaften ist, oder welche die „Anlage des Ganzen" oder, wie Joh. Müller sich ausdrückt, „die Kraft zur Bildung des Ganzen" enthält, in allen einzelnen Theilen des Körpers, in allen einzelnen Zellen gegenwärtig sein lassen. Die „physiologischen Einheiten" von Spencer sind gleichsam Stückchen des durch den ganzen Körper als Netz verbreiteten Idioplasmas von Nägeli, welches nach der Lehre von mir, Strasburger, de Vries und Driesch in den Kernen der Zellen enthalten ist.

Mit der Zellentheorie habe ich wohl am meisten die Lehre in feste Verbindung gebracht durch die Ausarbeitung der Begriffe der Artzelle, der specifischen Energie, des Verhältnisses von Kernsubstanz (Idioplasma oder Erbmasse), von Protoplasma und von Protoplasmaproduct zu einander. Der Begriff der Artzelle entspricht, wie ich schon früher bemerkt habe (S. 245), dem Begriff der physiologischen Einheit von Spencer.

Die Forscher der zweiten Gruppe stehen auf dem Boden des Lamarckismus und nehmen damit auch eine Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften an, indem das Idioplasma allmählich durch äussere Ursachen in seiner Configuration selbst verändert wird. Eine Sonderstellung in Bezug auf die Vererbungsfrage nimmt de Vries ein, während Driesch sie nur nebenbei berührt hat.

Zu einer dritten Gruppe rechne ich Galton, Jäger, Nussbaum, Weismann, Roux. Ihre Theorieen stehen in einem ausgesprochenen Gegensatz zu der Lehre von den physiologischen Einheiten, vom Idioplasma und von der Artzelle. Sie suchen den Entwicklungsprocess zu erklären und gleichzeitig die Continuität der Generationen zu wahren dadurch, dass sie die Erbmasse der Keimzelle in 2 Theile sondern, in einen die Continuität allein unterhaltenden Stammtheil (Stirp) für die nächste Generation, und in einen zweiten Theil, durch welchen die Ontogenese geleitet wird. Die Leitung soll, was indessen nur von Weismann in allen Consequenzen klar durchgeführt, aber in Roux's Lehre der qualitativen Kerntheilung und Galton's Abgabe der Keimchen angedeutet ist, durch eine unendlich verwickelte und in der Architektur im Voraus geordnete Zerlegung des Keimplasmas in seine einzelnen Anlagestücke bewerkstelligt werden. Durch diesen das Wesen der Entwicklung ausmachenden Process, welcher in veränderter Form an die Vorstellungen der alten Evolutionisten wieder anknüpft, soll jede Zelle des Soma schliesslich nur ein kleinstes Bruchtheilchen der vollen Erbmasse erhalten. Hierbei werden von Weismann Bedingungen, die durch den Entwicklungsprocess erst neu geschaffen werden, als Determinanten, d. h. als innere Ursachen in das Keimplasma von Anfang an hinein verlegt. So wird eine grosse Kluft zwischen Keimzellen und den übrigen „Soma"zellen geschaffen.

Hierdurch, sowie ausserdem durch die Stellung zum Lamarckismus und zur Vererbungsfrage tritt namentlich Weismann zu den Grundprincipien der in der zweiten Gruppe zusammengestellten Theorieen in den schärfsten Gegensatz.

Zur Entscheidung in der Streitfrage wird man sich vor allen Dingen darüber klar werden müssen, ob eine Zerlegung des Keim-

plasmas in seine einzelnen Bestandtheile durch den Process der Kerntheilung überhaupt möglich ist, was ich auf Grund früher erörterter Thatsachen der Biologie glaube bestimmt verneinen zu müssen. Ist erst in diesem Punkt eine Einigung erzielt, dann werden sich andere Meinungsdifferenzen schon leichter ausgleichen.

Ich schliesse mit einer kurzen

## Zusammenfassung der Hauptgesichtspunkte der Theorie der Biogenesis.

Die Zelle mit ihren Eigenschaften ist das elementare Lebewesen, sie ist als Träger des Idioplasmas die von SPENCER gesuchte „physiologische Einheit"; sie bringt durch ihre Vergesellschaftung die verschiedenen Arten der Pflanzen und Thiere hervor.

Da alle Organismen während ihrer Entwicklung einmal den einzelligen Zustand durchlaufen, so sind in diesem alle constanten oder wesentlichen Merkmale, durch welche sich Art von Art unterscheidet, in ihrer einfachsten Form enthalten oder gewissermaassen auf ihren einfachsten Ausdruck gebracht. Es gibt daher überhaupt so viele von einander grundverschiedene Arten von Zellen, als es verschiedene Arten von Pflanzen und Thieren gibt.

Worin die wesentlichen Merkmale bestehen, durch welche sich die Zellen als Repräsentanten der verschiedenen Arten von einander unterscheiden, ist unserer directen Wahrnehmung verborgen; nur aus logischen Gründen müssen wir annehmen, 1. dass die Zellen eine feinere, unser Erkenntnissvermögen übersteigende micellare Organisation besitzen, vermöge welcher sie Träger der Arteigenschaften sind, und welche daher für jede Organismenart eine verschiedene sein muss; 2. dass die hochorganisirte Substanz, welche die „Art" der Zelle bestimmt und von NÄGELI als Idioplasma bezeichnet wird, nur einen kleinen Theil der gesammten Zellsubstanz ausmacht und nach unserer Theorie im Zellenkern eingeschlossen ist.

Die Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Individuen einer Generationsreihe oder die Continuität in der Entwicklung wird dadurch gewahrt, dass ein jedes Individuum immer von einer Zelle mit denselben Arteigenschaften hervorgeht. Daher kann man die Substanz, welche Träger der Arteigenschaften ist und im Lebensprocess durch das Mittelglied der Zelle von einem Individuum auf das nächste überliefert wird, auch als die Erbmasse bezeichnen.

Hiermit kommen wir zum zweiten Theil der Biogenesis, zur Frage, wie aus der Zelle und ihren unsichtbaren Arteigenschaften die zusammengesetzte Organismenart oder die Individualität höherer Ordnung mit ihren sichtbaren Arteigenschaften hervorgeht.

Die Theorie der Biogenesis antwortet hierauf: durch die Vermehrung der Artzelle und den damit Hand in Hand gehenden Process socialer Vereinigung, Arbeitstheilung und Integration.

Eine physiologische Grundeigenschaft eines jeden Lebewesens ist das Vermögen, seine Art zu erhalten. Die Zelle, welche einem übergeordneten Organismus den Ursprung gibt, vermehrt sich durch erbgleiche Theilung in unzählige Generationen von Zellen, welche alle Träger der Arteigenschaften oder der Erbmasse sind. Das so sich vermehrende, aus artgleich organisirten Einheiten zusammengesetzte

Aggregat nimmt bei seinem Wachsthum bestimmte Formen an, welche auf jeder Stufe des Wachsthums der Ausdruck sind: 1. des Einflusses zahlloser äusserer Factoren, noch mehr aber 2. der unendlich complicirten Wirkungen, welche die immer zahlreicher werdenden elementaren Lebenseinheiten auf einander ausüben.

Die einzelnen Zellen, obschon der Art nach gleich als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle, gerathen in Folge des Wachsthumsprocesses unter ungleiche Bedingungen räumlich und zeitlich.

Einmal nehmen sie im Aggregat verschiedene Stellungen zu einander ein, durch welche ihre Beziehungen zu einander, zum Ganzen und zur Aussenwelt bestimmt werden; sie erhalten gewissermaassen ein ihre Wirkungsweise beeinflussendes Raumzeichen: sie werden räumlich determinirt. Die einen werden zum Beispiel um den animalen, die anderen um den vegetativen Pol des Eies gruppirt; die einen kommen in's äussere, die anderen in's innere Keimblatt zu liegen, die einen erhalten eine Lage in der Umgebung des Urmundes (Nervenplatte, Chorda), die anderen in grösserer Entfernung von diesem für die Organbildung wichtigen Orte; somit gerathen bei ihrem Zusammenwirken die artgleichen Zellen in verschiedene Zustände gemäss ihrer verschiedenen Position, welche sich auf jeder Stufe des Wachsthums ändert.

Die Zellen werden aber ausserdem noch dadurch, dass sie der Zeit nach unter räumliche Bedingungen gerathen, welche für die einzelnen Gruppen verschieden sind, determinirt; sie erhalten eine verschiedene Geschichte. Die Zellen unterscheiden sich auf späteren Stadien des Entwicklungsprocesses unter einander und von früheren Zellengenerationen auch dadurch, dass sie ein Stück „besonderer Entwicklungsgeschichte" hinter sich haben, nämlich die früher durchlaufenen Zustände des Wachsthumsprocesses, welche bei den einzelnen Gruppen in verschiedener Weise eingetreten sind. Zellen des äusseren Keimblattes haben andere Einwirkungen als Abkömmlinge des inneren Keimblattes erfahren. Indem in ihnen die früher durchlaufenen Zustände nachwirken, werden sie nicht nur durch die momentan gegebenen, sondern auch durch die zeitlich vorausgegangenen Beziehungen determinirt. In Bezug hierauf sei an die schon früher (S. 247) hervorgehobene Analogie mit der Hirnsubstanz und dem Gedächtniss erinnert.

Nach der Theorie der Biogenesis wird also die Erbmasse auf unzählige Lebenseinheiten gleichmässig vertheilt und nach Regeln, die man als das Gesetz ihrer Entwicklung bezeichnen kann, unter zahlreiche verschiedene Bedingungen räumlich und zeitlich gebracht, so dass sie bei dem Zusammenwirken der Zellen sich in verschiedenen Zuständen befindet und vermöge dessen auf äussere und innere Reize in der ihrem jeweiligen Zustand entsprechenden Weise reagirt.

In diesem Process werden die Anlagen, welche die Erbmasse einer Artzelle ausmachen, allmählich offenbar, und zwar offenbaren sie sich einmal darin, dass die Zellen die jeder Stufe entsprechende Anordnung annehmen, und dass sie auf jeder Stufe eine immer bestimmter werdende Function und eine ihr entsprechende, immer ausgeprägter werdende Structur gewinnen. Es werden durch die Bedingungen, unter welche die Zellen mit ihrer Erbmasse in der Zeitfolge und in ihrer räumlichen Vertheilung gerathen sind, mit einem Wort durch

ihre Special-Entwicklungsgeschichten, die entsprechenden, in ihrem Erbtheil enthaltenen Anlagen geweckt, während andere in Folge der fehlenden Entwicklungsmöglichkeiten unausgebildet bleiben.

Innerhalb der Generationsreihe der Personen oder zwischen den einzelnen Ontogenieen wird die Continuität der Entwicklung dadurch gewahrt, dass aus dem Aggregat der Artzellen einzelne sich ablösen und wieder den Ausgangspunkt für neue Entwicklungsprocesse abgeben.

Bei niederen Pflanzen und Thieren können alle Zellen des Aggregates diesem Zwecke dienen, bei höheren Organismen dagegen wird die Wahrung der Continuität des Entwicklungsprocesses immer mehr auf einzelne Zellgruppen und Zellen und schliesslich allein auf die Geschlechtsproducte beschränkt und auch bei diesen sogar nur auf eine bestimmte Periode ihres Lebens, welche wir als ihre oft rasch vorübergehende Reifezeit bezeichnen.

Die Erscheinung erklärt sich daraus, dass im Aggregat die meisten Zellen sich nicht in dem Zustand befinden, sich getrennt vom Ganzen erhalten zu können, so dass sie nach ihrer Abtrennung entweder unmittelbar oder bald wegen nicht entsprechender Existenzbedingungen zu Grunde gehen.

Und so sehen wir gerade an dem Fall der Geschlechtsreife in sehr einleuchtender Weise, dass die Zellen, um die Continuität der Entwicklung zu erhalten, nicht nur Erbmasse besitzen müssen, sondern dass auch noch eine Reihe anderweiter Bedingungen wie bei allen Naturprocessen dazu unbedingt nothwendig ist.

## Literatur zu Capitel XX und XXI.


1) **E. van Beneden.** *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883.*
2) **Charles Darwin.** *Ueber die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Erste Auflage. 1859.*
3) *Derselbe. Das Variiren der Thiere und Pflanzen. Bd. II. Vererbung. Cap. 12—15. Provisorische Hypothese der Pangenesis. Cap. 27. 1868.*
4) **Driesch.** *Entwicklungsmechanische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experim. Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen.*
5) *Derselbe. Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.*
6) **W. Flemming.** *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.*
7) **Fol.** *Recherches sur la fécondation etc. 1879.*
8) **Galton.** *A theory of heredity. The contemporary review Vol. XXVII. 1876.*
9) **Ernst Haeckel.** *Generelle Morphologie.*
10) *Derselbe. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. 4. Aufl. 1891.*
11) *Derselbe. Zur Phylogenie der australischen Fauna. Syst. Einleitg. zu Semon's Zool. Forsch. in Australien. Jena 1893.*
12) **Oscar Hertwig.** *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrb. Bd. I. 1875. Fortsetzung ebenda Bd. II. 1877. Bd. IV. 1878.*
13) *Derselbe. Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.*
14) *Derselbe. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXXVI. 1890.*
15) *Derselbe. Urmund und spina bifida. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX S. 476 bis 482. 1892.*
16) *Derselbe. Aeltere und neuere Entwicklungstheorieen. Ein Vortrag. Hirschwald. Berlin 1892.*

17) **Oscar Hertwig.** *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. Jena 1894.*
18) *Derselbe. Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft II. Mechanik und Biologie. Jena 1897.*
19) **Richard Hertwig.** *Bemerkungen zur Organisation und systematischen Stellung der Foraminiferen. Jenaische Zeitschr. Bd. IV. 1876.*
20) *Derselbe. Beiträge zur einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.*
21) **W. His.** *Die Theorieen der geschlechtlichen Zeugung. Archiv f. Anthropologie Bd. IV u. V. 1871 u. 1872.*
22) **C. Keller.** *Vererbungslehre und Thierzucht. Berlin 1895.*
23) **Kölliker.** *Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XLII.*
24) *Derselbe. Das Karyoplasma und die Vererbung. Ebenda Bd. XLIV.*
25) **Jean Lamarck.** *Zoologische Philosophie. 1809. Deutsche Uebersetzung von Arnold Lang. 1876.*
26) **Johannes Müller.** *Handbuch der Physiologie des Menschen. II. Band. 1840. Buch VII: Von der Zeugung. S. 591.*
27) **Nägeli.** *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.*
28) **M. Nussbaum.** *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XVIII. 1880.*
29) *Derselbe. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLI. 1893.*
30) **Arnold Ortmann.** *Ueber Keimvariation. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.*
31) **Osborn.** *Alte und neue Probleme der Phylogenese. Merkel und Bonnet's Ergebnisse Bd. III. Wiesbaden 1894. Daselbst findet sich auch eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur von 118 Nummern (besonders vollständig für englische und amerikanische Literatur).*
32) **Fr. Rohde.** *Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten. Jena 1895. (Daselbst auch Literaturverzeichniss.)*
33) **W. Roux.** *Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881.*
34) *Derselbe. Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. 1883.*
35) *Derselbe. Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch die Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln. Virchow's Archiv Bd. CXIV. 1888.*
36) *Derselbe. Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandlungen d. anatomischen Gesellsch. d. 6. Versamml. in Wien. 1892.*
37) *Derselbe. Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anatom. Hefte von Merkel und Bonnet. 1893.*
38) **Julius Sachs.** *Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Bd. II Seite 1202. 1893.*
39) **Herbert Spencer.** *Principien der Biologie. Bd. I Seite 258, 276—278.*
40) *Derselbe. Die Factoren der organischen Entwicklung. Kosmos 1886.*
41) **Ed. Strasburger.** *Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. 1876.*
42) *Derselbe. Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878.*
43) *Derselbe. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage einer Theorie der Zeugung. 1884.*
44) **Thomson.** *The history and Theory of heredity. Proceed. of Roy. Soc. of Edinburgh Vol. XVI Seite 91. 1888—1889.*
45) **Max Verworn.** *Allgemeine Physiologie. Jena 1895.*
46) **Hugo de Vries.** *Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.*
47) **A. R. Wallace.** *Der Darwinismus. Deutsch von Brauns. 1891. Englische Ausgabe 1889.*
48) **Weismann.** *Ueber die Vererbung. Jena 1883.*
49) *Derselbe. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.*
50) *Derselbe. Zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biolog. Centralblatt VI. 1886.*
51) *Derselbe. Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie. Jena 1886.*
52) *Derselbe. Amphimixis oder: Die Vermischung der Individuen. Jena 1891.*
53) *Derselbe. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*
54) *Derselbe. Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena 1893.*

55) **Weismann.** *Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.*
56) *Derselbe. Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895.*
57) *Derselbe. Ueber Germinalselection. Extrait du compte-rendu des séances du troisième congrès international de zoologie. Leyde 1895. 1896.*
58) **C. O. Whitman.** *Evolution and Epigenesis. Boston 1895.*
59) **Casp. Friedr. Wolff.** *Theoria generationis. 1759.*
60) **Yves Delage.** *La structure du Protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.*

# Register.


Abrin. Versuche Ehrlich's 240. 254.
Abscheerung 102. 175.
Abutilon Thompsonii 134.
Actinien 224. 225.
— Symbiose mit Algenzellen 28.
Actinosphaerium 14.
Addison'sche Krankheit 203.
Aderlass. Einfluss auf Blutbildung 170.
Affinität, Vegetative und sexuelle 20. 23.
Albicatio 134.
Algen. Zellcolonieen 10. Symbiose 28.
Allolobophora (transplantirt) 23.
Ameisen 126.
Anencephalie von Frosch- und Axolotlembryonen 127.
Anlage 65. 265. Latente 65. 292. Entfaltung 251.
Anthericus. Mechanisches Gewebe 105.
Antikörper 254.
Antimeren 6.
Apfelbaum. Verhalten beim Pfropfen 21. 134.
Aponeurose 174.
Arabis. Vergrünung 139.
Arbeitshypertrophie 164. 173.
Arbeitstheilung 10. 210. 212. 223. 229.
— Gesetz der physiologischen 79.
— in der menschlichen Gesellschaft 80.
— im Zellenaggregat 82.
— zwischen chlorophyllhaltigen und chlorophyllfreien Pflanzenzellen 83.
— zwischen ober- und unterirdischen Pflanzentheilen 84.
— zwischen den verschiedenen Geweben 84.
Architektur des Keimplasmas 59.
— der Knochenspongiosa 106.
Arsen. Einfluss auf Knochenwachsthum 124.
Arteigenschaften der Zelle u. Gewebe 25. 243. 303.
Artgleichheit der Zelle und Gewebe 20. 66.
Artemia salina u. Mühlhausenii 124. 125.
Arthritis fungosa 203
Artzelle. Begriff derselben 8. 66. 245. 270. 274. Beweise für die Ansicht, dass alle Zellen eines Organismus Träger der Arteigenschaften sind 68.
Arum maculatum. Mechanisches Gewebe 104.
Ascidia. Heteromorphose 183.
Ascidiella aspersa 145.
Asymmetrie der Embryonen 96. 97.
Athmung 155. 163.
Atrophie 189. 197.
Ausstülpung von Epithelmembranen 222. 224 bis 227.
Auster. Veränderung der Schale 125.

Bakterien. Abschwächung derselben 239.
— Physiologische Varietät 239.
Bard 209.
Barfurth 38. 41.
de Bary über Symbiose 26.
— über Zellbegriff 88.
Basis bei abgetrennten Pflanzentheilen 93.
Bastardbefruchtung 21.
Batrachospermum 114.
Baumann 166.
Beale 190.
Bedingungen des Entwicklungsprocesses 65.
Beresowsky 169.
Bergmann 154.
Beroë-Ei zerlegt und zu Theilbildungen gezüchtet 147.
Bert, Paul. Transplantation v. Schwanzspitzen 24.
Bienen 126. 212.
Bindegewebe. Umgestaltung durch Zug, Spannung, Abscheerung 174. 175.
— Metamorphose 200.
Bioblasten 253.
Biogenesis, Theorie der 4. 73. 75.
Biogenetisches Grundgesetz 251. 270 bis 275.
Biophoren im Keimplasma 59. 253.
Bizzozero. Intercellularbrücken 37.
— Blutbildung 170.
Blutbildung 170. Literatur 177.
Blutbuche (Pfropfhybrid) 135.
Born. Transplantation an Amphibienlarven 23.
Branchipus 125.
Bromm 80.
Brown-Sequard 167.
Bryopsis 131.
Buche. Einwirkung des Lichts auf die Blattbildung 116.
Pfropfung. Pfropfhybrid 135.

**C**achexia thyreopriva 167. 169.
Cactusarten. Verhalten beim Pfropfen 21.
Caenogenese 275.
Carlier 38.
Caulerpa crassifolia 15. 131.
Causae externae u. internae 46. Causa efficiens 53.
Causalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus 45.
— Verschiedene Formen der Causalität 47.
Centrifugalkraft 97.
Ceratopteris. Lichtwirkung auf Prothallien 112.
Ceriauthus. Heteromorphose 182.
Chabry 124. 145.
Chelonia caja u. plantaginis 125.
Chemische Reize 122. Literatur 141.
— Correlationen 163.
Chemomorphosen 122. 128. 163. Literatur 176.
Chermes viridis 139.
Chlorophyll. Bedeutung für pflanzliche Formbildung 217.
Chlorose bei Pflanzen 123.
Chromatolyse 207. 208.
Chroococcaceae 10. 11.
Chun 146.
Cienkowsky. Gelbe Zellen der Radiolarien 28.
Cione intestinalis. Heteromorphose 183.
Coelenteraten 18. 19. 224.
Coeloblast 14. 131. Vergleich mit vielzelliger Pflanze 16.
Coelomlarve 226.
Cohn 38.
Colasanti 199.
Colucci 184.
Compression von Echinodermeneiern 68. 98.
— von Froscheiern 69. 95.
Continuität der Generationen in der Entwicklung 233. 234.
Corps résiduels 207.
Correlationen 142.
— zwischen Embryonalzellen 143.
— auf späteren Stadien der Entwicklung und beim Erwachsenen 158.
— bei Pflanzen 158. 220.
— zwischen oberirdischen und unterirdischen Theilen 159.
— Gipfeltrieb bei der Fichte 159.
— bei Thieren. Kolibri 160.
— Eintheilung 162.
— chemische 163.
— mechanische 171.
Crampton 145.
Cretinismus 168.
Crista sterni. Entwicklung bei Flugvögeln 161.
Ctenophoreneі. Zerlegt und zu Theilbildungen gezüchtet 147.
Culmann 106.
Cytisus Adami 135.

**D**arwin 42. 123. 125. 134. 138. 235. 238. 250.
Denis 137.
Determinanten im Keimplasma 58.
— Rolle derselben 71.
Determinantenlehre. Zurückweisung derselben 73. 154.
Differenzirung 79. 81. 83. 210. 211. 223. 229.
— des Eies 260. 269.
Doppelmissbildungen 148.
— von Amphioxus 149.
— vom Frosch 150.
— von Fischen, Reptilien, Vögeln 152. 153.
Dorfmeister 120. 121.
Dottermaterial. Einfluss auf den Verlauf der Ontogenese 275.
Dottersyncytium 98.
Driesch 58. 68. 72. 98. 144. 145. 146. 253. 290. 301. 302.
Druck. Einfluss auf Gestaltung 98. 100. 174.
Druckbälkchen 108.
Druckgurtung 103.
Drucklinien 107.
Drüsenentwicklung 226. 227.
Dugés 184.
Duplicitas anterior 150. 151.
Düval 262.
van Duyne 184.

**E**chinodermeneier comprimirt 68. 98.
Ehrlich 240. 241. 254.
Ei. Eigenschaften desselben im Entwicklungsprocess 259; Bau desselben 260; polare Differenzirung 260; bilateral-symmetrischer Bau 260; als Träger der Arteigenschaften 266; Unterscheidung von drei Perioden in seiner Entwicklung nach Verschiedenheit der chemischen Processe 267—269; Veränderung in der Phylogenese 272; Vergleich des Eies mit dem Amöbenstadium 273.
Eimer 122. 125.
Einstülpung 222. 224—227.
v. Eiselsberg 167.
Elementarorganismus 9.
Embryo. Einfluss auf den Mutterorganismus 136; bei Pflanzen 137; bei Thieren 136. 138.
Emery 126.
Energieumwandlungen 242.
Epheu (Lichtwirkung) 113.
Epigenese 73.
Epithelmembran, Wachsthum derselben 223.
Erbmasse der Zelle 58. 250; feinere Organisation derselben 253.
Ernährung. Einfluss auf Pflanzen 123; Thiere 124—128.
Erythroblasten 170.
Endendrium racemosum 117. 187.
Evolutionstheorie 73.

**F**actoren des organischen Entwicklungsprocesses 75; äussere und innere (Correlationen) 142. 275; innere, in der Zelle gelegene 233. 257.
Fascien 174.
Fechner 245.
Femur. Architektur des Femurkopfes 107.
Fettgewebe 195. 197. 205.
Fischel 117. 121. 146.
Fischer 120. 121.
— Kuno 89.
Flagellaten 10. 12.
Flechten. Symbiose 26. 139.

Flemming 117. 121. 205. 207. 290.
Foetale Rhachitis 168.
Follikelatresie 207.
Formative Thätigkeit 211.
Formbildung bei den Pflanzen 217.
— bei den Thieren 220.
Formed matter von Beale 190.
Fortpflanzung 114.
Froscheier comprimirt 69. 95.
— durch Centrifugalkraft in meroblastischen Typus umgewandelt 97.
Funaria hygrometrica (Lichtwirkung) 114.
Function. Ihr Verhältniss zur Structur 77. 89.
Wichtigkeit constanter Verhältnisse für Ausbildung besonderer Functionen 76. 79.
Functionelle Selbstgestaltung. Kritik des Ausdrucks 77.
— Gestalt und Structur 78.
— Reize 193.
Functionsprincip von Fechner 245. 247.
Functionswechsel 199.
Fundulusembryonen 118.

Galton. Theorie vom Stirp 292. 298. 302.
Gardener 36.
Garten 38.
Gastraeatheorie 222. 275.
Gastrophaga. Veränderung durch Fütterung 125.
Gastrula 221. 224. 275.
Gedächtniss 245; Vergleich mit dem Vererbungsvermögen 245.
— als Function der organischen Materie 247. 251.
Gefässsystem 173.
Gemmulae 235.
Geotropismus 93.
Gerloff 36.
Germinalselection 233. 287. 288.
Germinaltheil 241.
Geschmacksknospen nach Durchschneidung des Nervus glossopharyngeus 199.
Geschwülste. Pathologische 31. 139.
Gesetz der physiologischen Arbeitstheilung 79.
— der constanten Verhältnisse 77.
— der physiologischen Integration 85.
Gesetze der Entwicklung 217. 220. 272.
Gewebe. Arteigenschaften u. histologische Eigenschaften derselben 63.
— Wesentliche und nebensächliche 64.
Gallen 139.
Gallesio 137.
Gallwespe 139.
Gies 124.
Gleichgewichtsebene 95.
— — des Eies 260. 263.
Grassi 126.
Gravitation 92.
Gregarinen. Entwicklungscyklus derselben 67.
Gries 123.
Grundstock beim Pfropfen 21. 133.

Haeckel 234. 238. 260. 275. 282. 285.
— Individualitätsstufen 6. 17.
— Arbeitstheilung 80.
— Gastraeatheorie 222.
Haeckel. Biogenetisches Grundgesetz 251. 270. 273.
Haematoblasten 170.
Haemoglobinurie bei Transfusion disharmonischen Blutes 25.
Hahnenfedrigkeit 162.
Hammar 39.
Hansemann 209.
Harnbildung 164.
Harnfähige Substanzen 165.
Hectocotylus 6.
Hedera helix (Lichtwirkung) 114.
Hegler 100. 196.
Heidenhain 197.
Heilserum 254.
Helianthus. Reaction d. belasteten Keimlings 100.
Helleborus. Reaction bei Belastung 101.
Herbst 127.
Hering 8. 238. 245. 247. 251.
Herlitzka 145.
Hermann 207.
Hertwig, Richard 11. 28. 290.
— Oscar 98. 127. 145. 289. 297. 299. 302.
Herz 173.
Heteromorphose 182—187. Literatur 187.
Hicks 36.
Hildebrand 138.
Hillhouse 36.
Hirnanhang 169.
His 223. 264.
Histologisches System, ein künstliches 63.
Hofmeister 168. 169.
Hornhaut. Intercellularbrücken 37.
Horsley 166.
Hürthle 175.
Huxley über den Individualitätsbegriff 7.
Hydatina senta. Geschlechtsbestimmung 120.
Hydra. Transplantationen zwischen fusca u. viridis 23.
— Polarität 95.
— Regeneration 179.
Hydrophyten 129.
Hyperplasie 189. 205. 206.
Hypertrophie 189. 195.
— der Hypophysis 169.
— des Muskelgewebes 172.
— der Niere 165.
Hypophyse. Hypertrophie nach Exstirpation der Schilddrüse 169.

Iden im Keimplasma 59.
Idioblasten 253.
Idioplasma 58. 64. 65. 190. 294.
— Verschiedene Zustände desselben verglichen mit verschiedenen Modificationen des Haemoglobins 66.
— als innerer Factor des Entwicklungsprocesses 266.
Idioplasmatheorie 276. 294.
Immunität 239. 240.
Inactivitätsatrophie 191.
Individualitätsbegriff 5—7. 296.
Individualitätsstufen im Organismenreich 5. 296.

Individuum, morphologisches u. physiologisches 6.
— genealogisches (Huxley) 7.
— erster Ordnung, die Artzelle 8.
— zweiter Ordnung, Zellcolonieen 9.
— — — Personen 12.
— dritter Ordnung, Thierstock 17.
Infectionsgeschwülste 30.
Infusorien 12.
Innere Secretion 167.
Integration 85.
Intercellularbrücken bei Volvox 34.
Intercellularbrücken bei Pflanzen 26.
— bei Thieren 37.
— Methode ihrer Darstellung bei Pflanzen 36.
— zwischen Bindegewebszellen 36; Epithelzellen 37; Endothelzellen 38; glatten Muskelzellen 38; Eizelle 39; Furchungszellen 39.
Invagination 224.
Joest. Transplantationsversuche an Regenwürmern 23.

Kampf der Theile im Organismus 287. 288.
Kartoffel (Pfropfhybride) 135.
Kassowitz 124.
Keimblase 221.
Keimblatt 221.
Keimesvariation 237.
Keimplasma 58; Zusammensetzung und Architektur desselben 59; keine Zerlegung 65; verschiedene Zustände desselben 66.
— inactives 71.
Keimplasmatheorie von Weismann 58. 73. 144.
Kernsubstanz als Träger der Arteigenschaften 267.
— ihr Wachsthum während der Eientwicklung 267.
— Einwand von Verworn 268. 269.
Kerntheilung, erbgleiche (integrelle) 61.
— erbungleiche (differentielle) 61.
— Einwände gegen letztere 61.
— Wahrung der Continuität 289.
Kienitz 36. 41.
King 166.
Klebs 41. 114.
Klecki 38.
Kniegelenksankylose 110. 193.
Knochenarchitektur 106—108.
Knochenentwicklung gestört bei Cachexia thyreopriva 168.
Knochenfractur 110.
Knochenmark 170.
Knochenspongiosa 106. 108.
Knop. Abänderung von Maispflanzen 128.
Knospenvariation 134.
Kny 98. 99.
Koch 125.
Kölliker 262.
Kolibri 160.
Kolossow 38.
Kopfknorpel der Cephalopoden (Intercellularbrücken) 37.
Kowalevsky 222.
Kraftübertragungen 242.
Krahn. Construction desselben 107.
Kropfexstirpation 167.
Krystall. Vergleich mit Organismus 155.
— Regeneration 181.
Kultschitzky 38.

Lamarck 233. 281. 285.
Lamarck'sches Princip. Lamarckismus 280. 281. 302.
Laxton 137.
Lebenseinheit, pflanzliche und thierische 5. 6.
Leber 165.
Leitgeb 112.
Lepismium radicans 113.
Lesage 124.
Leuckart 17. 154.
Leydig 39.
Licht. Einfluss auf organische Processe 112—118.
— von verschiedener Brechbarkeit 118. Literatur 140.
Lichtempfindlichkeit der Algenschwärmer 239.
Lindemuth 134.
Linsenregeneration 185.
Lithiumlarven 127.
Loeb. Experimente an Tubularia 95. 131; an Eudendrium 117. 118; an Fundulusembryonen 117. 118; über Heteromorphose 182.
Lotze 57.
Lumbricus, transplantirt 23.
Lycaena. Saisondimorphismus 122.

Maispflanzen (unterschwefelsaure Talkerde) 123.
— Bastardirung 138.
Maschinenwesen, verglichen mit dem Organismus 49—52. 55.
Maupas. Geschlechtsbestimmung bei Hydatina 220.
Mechanische Einwirkungen 98.
Mechanische Gewebe 100.
— — bei Pflanzen 104. 220.
— — bei Thieren 106.
Mechanomorphosen 171. 283. Literatur 177.
Mesenchymgewebe 228.
Mesenchymkeim 229.
Mesoblast 226.
Mestombündel 105.
Metameren 6.
Metamorphose der Gewebe 199.
Metaplasie 189. 199.
Meyer 35. 41.
v. Meyer, Herm. 106. 109.
Meyer Semi 199.
Mikrogromia socialis 11.
Milne Edwards 80.
Milz 171.
Modificationen der Zelle 189.
Molinia. Mechanisches Gewebe 104.
Monstrositäten, durch Ernährung erzeugt 127.
Mosaiktheorie von Roux 144. 298. 300.
Müller, Erik 184.
— Joh. 78. 215. 293. 302.
Munk, H. 167. 170.
Muskelgewebe 196. 198.
Myxoedem 168. 169.
Myxomyceten 13.
Myxosporidien 139.

Nachwirkung 214.
Nägeli 8. 10. 58. 65. 160. 181. 233. 238. 247. 249. 251. 253. 266. 271. 276. 283. 289. 294. 302.
Nahrungspolymorphismus der Ameisen, Termiten und Bienen 126.
Naturzüchtung 237.
Naudin 137.
Nebenkeimplasma 71.
Necrose 189. 206.
Nervendurchschneidung.
Einfluss auf die Entwicklung des Skeletts 175.
— — Drüsensecretion 197.
— — Muskulatur 198.
Neu-Darwinismus 286. 300.
Neumann 170.
Neyt 38.
Niere 164. 196: Nierenhypertrophie, Nierenexstirpation 165.
Nisus formativus 181. 235.
Noll 131.
Nostochacee 10. 11.
Nussbaum 120. 209.
Nutritive Reizung 205.

Ollier. Transplantation von Knochenhaut 24.
Ontogenese 230. 251. 271. 273.
Opuntia Labour. Vereinigung mit Rhipsalis 22.
Osborn 286. 300.
Oscillariacee 10. 11.

Pallisadenparenchym 115.
Panachure 134.
Pangene 42.
Pangenesis 42. 291. 298. 301.
Parasit 30. 31.
Pasteur 239.
Personaltheil nach Weismann 241.
Pfeffer. Experiment über Reizleitung in Protoplasmafäden 40.
— Mechanische Einwirkung 100.
Pfeiffer. Ueber Infectionsgeschwülste 30.
Pfitzner 209.
Pflüger 98. 196. 262.
Pfropfhybride 134—136.
Pfropfung bei Pflanzen 20. 133.
— bei Thieren 22.
Siehe Transplantation.
— Hauptergebniss der Versuche 25. 133.
— als Beweis für die Artgleichheit der Zellen 68.
Phaseolus. Reaction des belasteten Keimlings 101.
Phosphor. Einfluss auf Knochenwachsthum 124.
Phototaxis der Algenschwärmer 239.
Phylogenese 230. 251. 271. 274. 278.
Physiologische Einheiten von Spencer 245. 249. 255. 293. 303.
Pistazia (Pfropfung) 133.
Planaria. Heteromorphose 184.
Plato 41.
Podophrya gemmipara. Entwicklungscyklus derselben 67.
Podwyssozki 165.
Polare Differenzirung des Eies 260.
Polarer Gegensatz zwischen Basis und Spitze bei Pflanzen 93.
Polymorphe Thierstöcke 212.
Polymorphismus 212.
Polyommatus. Saisondimorphismus 122.
Ponfick. Transfusion 25. Leberexstirpation 165.
Pouchet 124.
Praeformation 73.
Progression in der Entwicklung 277.
Proteus anguineus 118. Athmung 164.
Prothallium. Lichteinfluss 112.
Protonema 114.
Protoplasmaproduct 190.
Psychophysische Processe 245.

Quitte. Verhalten beim Pfropfen 21.

Radiolarien. Symbiose mit Algenzellen 28.
Rauber 89. 264.
Regeneration 179. Literatur 187. 213.
Reis 21. 133.
Reiz und Reizwirkung 45. 47.
— verschiedene Arten derselben 48—52.
— Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung 48.
Reizbarkeit 55.
Reize zusammengesetzter Art 128.
Reizleitung durch Protoplasmaverbindungen 40.
— durch Nerven 41.
— Experiment von Pfeffer 40.
— Dauer derselben 51.
Reservekraft 165. 173.
Retzius 39.
Rhipsalis. Vereinigung mit Opuntia 23.
Ricin. Versuche Ehrlich's 240. 254.
Ricinfestigkeit 242.
Roux 58. 71. 98. 109. 153. 192. 238. 262. 287. 298. 300. 302.
Runkelrübe. Blüthenbildung 124.
— Transplantation 133.
Russow. Intercellularbrücken 34. 41.

Sachs. Ueber Cöloblasten 16.
— — specifische Energie 79.
— — Symbiose der Flechten 28.
— — Intercellularbrücken bei Pflanzen 34.
— — Zellbegriff 88.
— — Schwerkraft 92.
— — Lichtwirkung 113. 118.
— — Chemomorphose 24.
— — Gallen 139.
— — Correlation 159.
— Ursachen pflanzlicher Formbildung 218. 283.
Saisondimorphismus 121.
Salamanderlarven 117. 121.
— — Regeneration 179.
Samenfaden 259.
— als Träger der Arteigenschaften 266.
Sarcosporidien 139.
Savi 138.
Schattenpflanzen 114.
Scheerkraft 102.
Schilddrüse 166.
Schilddrüsenextract 166. 168.
Schilddrüsentherapie 168.
Schleimhäute. Veränderung durch die Luft 130.
Schmankewitsch 124.

Schmetterlinge (Saisondimorphismus) 121.
— Einfluss des Futters auf Färbung 125.
Schmitt. Transplantation 24.
Schopenhauer über Causalität 47. 55.
Schreibers 164.
Schubkraft und Schubspannung 102.
Schuhberg 39.
Schultze, Max 37.
— Oscar 150. 262.
Schwammparenchym 115.
Schwanzflosse des Delphins 174.
Schwendener. Symbiose der Flechten 26.
— Mechanische Gewebe 100. 104. 283.
Schwerkraft. Einwirkung auf Pflanzen 92.
— — — Thiere 94.
Seeigeleier. Durch Schütteln zerlegt 144.
Seeigellarven, bei Kalkentziehung gezüchtet 124.
Sehne 174.
Selbstdifferenzirung. Einwände gegen den Begriff 53. 59. 73.
Sexualcharaktere, secundäre 162.
Sexuelle Affinität 20.
Siebröhren. Intercellularbrücken derselben 36.
Siphonophoren 18. 19.
Species, organische 8. 9.
— Begriff derselben 62.
Specificität der Zellen 209.
Specifischer Charakter der Zellen 211.
Specifische Energie 50. 78.
Spencer, H. Ueber den Individualitätsbegriff 7.
— — Entwicklungstheorie 58 282.
— — Die Factoren des Entwicklungsprocesses 75. 282.
— — Arbeitstheilung 80.
— — Gesetz der Integration 85.
— — Ueber Function und Structur 89.
— — Mechanische Gewebe 101.
— — Nahrungspolymorphismus 126.
— — Telegonie 138. Correlation 164. Regeneration 181.
— — Vererbung erworbener Eigenschaften 243.
— — Physiologische Einheiten 245. 249. 255. 293 302.
Spitze bei abgetrennten Pflanzentheilen 93.
Stahl. Symbiose der Flechten 26.
— Schattenpflanzen 114.
Standortsmodificationen 129.
Stereom. Stereomrippen 104.
Stofftransport durch Protoplasmafäden 41.
— — — Säfte 42.
Stoffwanderung 220.
Strasburger. Intercellularbrücken 37. 58; Kerntheilung 290; Vererbungstheorie 297. 302
Structur. Verhältniss zur Function 77. 89.
Wichtigkeit constanter Verhältnisse für Ausbildung besonderer Structuren 76. 79.
Erworbene Structur 190. 211.
Substitutionstherapie 169.
Symbiose 26.
— Flechten, Radiolarien, Actinien 27—29.
Symmetrieebene 95.
— — des Eies 260. 263.
Syncytium 13.
Telegonie 136. 138.
Temperatur.
Einfluss auf Entwicklung der Froscheier 119.
— — Geschlechtsbestimmung bei Melonen, Gurken, Hydatina 120.
— — Färbung 120. Literatur 140.
Termiten 126. 127. 212.
Tetanus 240.
— nach Schilddrüsenexstirpation 167.
Theorie der Biogenesis 4. 73. 75. 236.
— — Pangenesis 42. 235.
— — heterogenen Zeugung 62.
— — Evolution und Präformation 73.
— — Epigenese 73. 234.
— — organbildenden Keimbezirke 264.
— — directen Bewirkung 280.
Theilbildungen von Seeigeleiern 144.
— — — Amphioxus 144.
— — — Ascidiella 145.
— — — Triton 145.
— — — Ctenophoren 147.
Thierstock 17.
Thoma 173.
Thyreoidectomie 167.
Thyrojodin 166. 168.
Tizzoni 240.
Toxine 30.
Träger, eiserner 103. T-Träger 103. 104.
Transformationen am Knochen 109.
Transfusion 24. 213. Beweis für die Arteigenschaften der Zellen 68.
Transplantation bei Pflanzen 21.
— harmonische und disharmonische bei Thieren 22.
— bei Hydra, Rana, Regenwürmern 23.
— artgleiche (homoplastische), artungleiche (heteroplastische) 23. 213.
— von Periost 24.
— — Haut 24.
— — Schwanzspitzen (Bert) 24.
— Hauptergebniss der Versuche 25.
— Beweis für die Arteigenschaften der Zelle 68.
— Beeinflussung von Pfropfreis und Grundstock 133.
Transporthypothese Darwins 292.
Trembley 179.
— Pfropfung bei Hydra 22.
Tritonei, zerlegt und zu Theilbildungen gezüchtet 146.
Tritonlarven. Regeneration 179 der Linse 184.
Tropäolum 118.
Tuberkelbacillen 139.
Tubularia 95. 131.
Tüpfel. Intercellularbrücken 36.

Umkehrversuche beim Froschei, der Schwere entgegen 96. 150.
Unterlage beim Pfropfen 21.
Ursachen des Entwicklungsprocesses, äussere und innere 46. 75.
— auslösende 51.
— Bedeutung der vielen Ursachen 52.
— durch welche Zellenaggregate in Gewebe und Organe gesondert werden 58.

**V**anessa. Saisondimorphismus 122.
— Veränderung durch Fütterung 125.
Vegetationspunkte von Caulerpa 15.
Vegetative Affinität 20.
Verbindung der Zellen durch Protoplasmafäden 34.
Vereinigung von Organismen 20.
— artgleiche 20.
— symbiontische 26.
— parasitische 30.
— harmonische und disharmonische durch Pfropfung 21.
Vererbung 232. 237. 285.
— ererbter Eigenschaften 233.
— erworbener Eigenschaften 237. 250 bis 254. 285. 295.
Vergrünung bei Arabisarten 139.
Verkehr der Zellen im Organismus 33. 41.
Verwandtschaft, systematische beim Pfropfen 21.
Verworn 268. 269.
Virchow 195. 205. 238. 289.
Vöchting 253.
— über Transplantation 21. 22. 133.
Vöchting über Polarität 93.
— — Lichtwirkung 113. 114.
— — Correlation 158. 160.
Vögel. Veränderung des Gefieders durch Fütterung 125.
Volvox 10. Intercellularbrücken zwischen den einzelnen Zellen 35.
Vorentwicklung des Eies 267.
de Vries 298. 301. 302.

**W**achsthum. Wachsthumscorrelation 181.
Wagner 124.
Wallace 125.
Wasielewski 208.
Weismann. Keimplasmatheorie 58. 65. 68. 153. 298. 300. 302.
— seine Hilfshypothesen 71.
— Saisondimorphismus 121.
— Telegonie 138.
— Regeneration 181.
Weismann. Specificität 210.
— gegen Lamarckismus 232. 234. 253. 285.
— gegen Vererbung erworbener Eigenschaften 237. 286.
Werner 38.
Wetzel. Pfropfung mit Hydra 23.
— über Polarität bei Hydra 95.
— Umkehrversuche beim Froschei 150.
Whitman. Ueber Zellbegriff 88.
— Ueber Eiorganisation 259. 264.
Wiegand 8.
Wilson 144. 149.
Wirth des Parasiten 30.
Wolff 184.
— Casp. Friedr. 73. 234.
— Julius 90—102. 109. 285.
Wucheratrophie 205.

**Z**ea mais. Einfluss von unterschwefelsaurer Talkerde 123.
Zellbegriff 87. 296.
Zellcolonieen 9. 10.
Zelle als Elementarorganismus und als determinirter und integrirter Theil eines höheren Organismus 87.
— morphologische und physiologische Betrachtungsweise derselben 87.
— Modificationen und Zustände 189.
Zellfusionen 6. 13.
Zelliger Verband 16.
Zellkeimchen 235. 291.
Zeugungskreis 7.
Ziegler 98. 165.
Zoja 145.
Zug. Einfluss auf organische Processe 98. 174.
Zugbälkchen 109.
Zugfestigkeit 106. 196.
Zuggurtung 103.
Zuglinien 107.
Zustände der Zelle 189.
Zwangslage der Froscheier 96.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

## Oppel, Dr. med. Albert, a. o. Professor an der Universität Freiburg i. Br., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie.

Erster Teil: **Der Magen.** Mit 375 Textabbildungen und 5 lithogr. Tafeln. 1896. Preis: 14 Mark.

Berliner Klinische Wochenschrift No. 8, 1897:

. . . . Es ist hier nicht der Ort und auch nicht unseres Amtes, auf die speziell anatomische Leistung des Verf. einzugehen. Aber das darf anstandslos gesagt werden, dass das Oppel'sche Werk eine Leistung wissenschaftlichen Fleisses und wissenschaftlicher Gründlichkeit ist, wie sie hervorragender kaum gedacht werden kann, und dass der Leser vielfältige Belehrung und Anregung daraus schöpfen wird.

——— Zweiter Teil: **Schlund und Darm.** Mit 343 Textabbildungen u. 4 lithogr. Tafeln. 1897. Preis: 20 Mark.

Wiener Klinische Wochenschrift No. 7, 1898:

. . . . Dieser Überblick wird genügen, um eine Vorstellung von der Bedeutung des Werkes und von der Arbeit, welche darin niedergelegt ist, zu geben. Es ist eine würdige Lebensaufgabe, die sich der Verfasser da gestellt hat, der der Wissenschaft das Höchste bieten will, was seine Kraft vermag, und erscheint es uns ein besonderer Vorzug vor ähnlichen Sammelwerken, dass die Einheitlichkeit desselben durch den einen Autor sichergestellt ist.

Oppel's Lehrbuch wird als Nachschlagewerk allen jenen, welche sich mit Tierbiologie beschäftigen, unentbehrlich sein.

## Stöhr, Dr. Philipp, o. ö. Professor der Anatomie und Direktor der anatomischen Anstalt in Würzburg, Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen mit Einschluss der mikroskopischen Technik.

Siebente, verbesserte Auflage. Mit 281 Abbildungen und Berücksichtigung der neuen anatomischen Nomenklatur. 1896. Preis: brosch. 7 Mark, geb. 8 Mark.

Berliner klin. Wochenschrift vom 29. November 1897:

Von dem Stöhr'schen Lehrbuche ist nunmehr nach kurzer Zeit die siebente Auflage erschienen, was freilich nicht Wunder nehmen kann angesichts der ausserordentlichen Vorzüge des Buches. Als einen der vornehmlichsten schätzt der Ref. vor allem die Genauigkeit, mit welcher die Abbildungen ausgeführt sind. Bei denselben entsprechen thatsächlich sowohl die relativen Verhältnisse der einzelnen Teile in der Zeichnung den Proportionen des Präparates, als auch giebt die Zeichen-Manier den Eindruck des Präparates bei der angegebenen Vergrösserung wieder. Zudem ist weitaus die Mehrzahl der Figuren von dem Autor selbst gezeichnet, und zwar nach Präparaten, welche nach den beigegebenen technischen Angaben hergestellt sind, so dass es auch dem Anfänger leicht ist, den Abbildungen entsprechende Präparate herzustellen. Wie wertvoll diese Eigenschaften des Stöhrschen Lehrbuches sind, wird jeder zu schätzen wissen, der es selber erlebt hat, wie hinderlich schematische Figuren sowohl dem Lehrenden als vor allem dem Lernenden sind.

In Bezug auf die technischen Angaben sei noch erwähnt, dass ganz genaue Zeit-, Mass- und Gewichts-Angaben gemacht werden, sowie jedesmal das Tier bezeichnet wird, von welchem das betreffende Organ genommen werden soll. Noch eine Thatsache, welche ganz besonders die Sorgfalt des Autors kennzeichnet, soll hier erwähnt werden, dass nämlich bei jeder Abbildung die Vergrösserung in Zahlen angegeben ist, woran sich diejenigen Herren ein Beispiel nehmen mögen, welche es dem Leser überlassen, sich nach den benutzten Okularen und Objektiven selber die Vergrösserung auszurechnen.

Um es kurz auszusprechen, hält der Ref. das Stöhr'sche Lehrbuch der Histologie für das beste, welches der Anfänger im histologischen Kurs benutzen und nach welchem der Vorgeschrittenere eine Unmenge der feinsten technischen Einzelheiten lernen kann. Kopsch, Berlin.

## Verworn, Dr. med. et phil. Max, Professor der Physiologie an der med. Fakultät der Universität Jena, Allgemeine Physiologie.

Ein Grundriss der Lehre vom Leben. Zweite, neu bearbeitete Auflage. Mit 285 Abbildungen im Text. 1897. Preis: brosch. 15 Mark, in Halbfranz gebunden 17 Mark.

Centralblatt für Physiologie No. 22, 1898:

. . . Zweifellos wird auch diese neue Auflage ihren Weg machen und das ihrige dazu beitragen, Verständnis und Interesse für die allgemeine Physiologie zu erwecken. Dieser didaktische Erfolg wird von allen denen berücksichtigt werden müssen, die in manchen Dingen eine andere Auffassung haben und einen anderen Standpunkt einnehmen, insbesondere der Meinung sind, dass Allgemeine Physiologie nicht einzig und allein Cellularphysiologie ist. Der Individualität seiner Auffassungs- und Schreibweise wird man es auch zugute halten, dass Verf., wie uns scheint, unnötigerweise neue Kunstausdrücke geschaffen hat und festhält, so Biogen für das lebende, zum Zerfall geneigte Eiweiss, Biotonus für das Verhältniss von Zerfall zum Wiederaufbau des labilen lebendigen Eiweissmoleküls und manches andere. Doch können natürlich solche Einzelausstellungen dem grossen Werte des vorliegenden Werkes keinen wesentlichen Abbruch thun. Ganz hervorragend gelungen erscheint uns u. a. gleich im 1. Kapitel die Darstellung von der Entwickelung der physiologischen Forschung; sie wird jeder mit Interesse lesen. I. Munk (Berlin).

Allgemeine Wiener med. Zeitung No. 1, 1898:

Es ist unmöglich, auch nur annähernd den Inhalt des vorliegenden Werkes zu skizziren. Nicht nur der Fachgelehrte, sondern jeder naturwissenschaftlich Gebildete und besonders jeder Arzt wird reiche Belehrung aus dem Buche schöpfen, neue Ausblicke durch die Lektüre gewinnen. Die Lektüre des Werkes wird aber auch zu einem seltenen Genuss durch den Umstand, dass Verworn nicht nur ein souveräner Beherrscher seines Stoffes, sondern zugleich ein Meister des Stils ist. Die vorliegende 2. Auflage stellt sich als eine wesentliche Erweiterung und stellenweise auch als Neubearbeitung der 1. Auflage dar. Es erklärt sich das aus dem raschen Anwachsen des Stoffes, denn seit dem Erscheinen der orsten Auflage sind, gewiss auf die Anregung Verworn's hin, zahlreiche neue Arbeiten aus dem Gebiete der Cellularphysiologie erschienen. Die Verlagsbuchhandlung Fischer hat sich mit Erfolg bemüht, das Buch seines Inhaltes würdig auszustatten.

**Verworn,** Dr. Max, Professor der Physiologie an der Universität Jena, **Die Bewegung der lebendigen Substanz.** Eine vergleichend-physiologische Untersuchung bei Contractionserscheinungen. Mit 19 Abbildungen. 1892. Preis: 3 Mark.

Inhalt: I. Einleitung. — II. Frühere Theorien der Contractionserscheinungen. — III. Die Bewegung formwechselnder Protoplasmamassen. 1. Erscheinungen der Pseudopodienbildung. 2. Erregungserscheinungen. 3. Degenerationserscheinungen kernloser Protoplasmamassen. — IV. Der Mechanismus der Protoplasmabewegung. 1. Die Ursache der Expansionserscheinungen. 2. Die Ursache der Contractionserscheinungen. 3. Ueberblick. — V. Ableitung der übrigen Bewegungsformen aus dem Princip der Protoplasmabewegung. 1. Die Protoplasmaströmung in den Pflanzenzellen. 2. Die Bewegung der Muskelfasern. a) Die glatten Muskelfasern. b) Die quergestreiften Muskelfasern. 3. Die Flimmerbewegung. — VI. Schluss.

—— **Psycho-physiologische Protistenstudien.** Mit 6 lithogr. Tafeln u. 27 Abbildungen im Text. 1889. Preis: 10 Mark.

Inhalt: Einleitung. — Bisherige Literaturangaben über das Seelenleben der Protisten. — Methodik. — Das Untersuchungs-Material. — Die Bewegungen des unverletzten Protistenkörpers. I. Die spontanen Körperbewegungen. II. Die Reizbewegungen. A. Bewegung auf Lichtreize. B. Bewegung auf Wärmereize. C. Bewegungen auf mechanische Reize. D. Akustische Reize. E. Bewegungen auf chemische Reize. F. Bewegungen auf galvanische Reize. Wirkungen auf die Schwerkraft. Vergleichender Rückblick auf die Reizbewegungen. — Die sensiblen Elemente. — Die psychischen Processe im Protistenreich verglichen mit denen des Menschen. Uebersicht der psychischen Grunderscheinungen beim Menschen. Die Reizbewegungen der Protisten als Reflexbewegungen. Die spontanen Bewegungen der Protisten als impulsive und automatische Bewegungen. Schlüsse, welche die Untersuchung der sensiblen Elemente gestattet. — Complicirtere Lebensthätigkeiten. Nahrungsaufnahme. Gehäusebau. — System der psychischen Grunderscheinungen im Protistenreich. — Die Bewegungen der Theilstücke. I. Die spontanen Bewegungen der Theilstücke. II. Die Reizbewegungen der Theilstücke. — Folgerungen aus den Theilungsversuchen. Bestätigung der ersten Ergebnisse. Die Stoffwechselvorgänge im Elementarorganismus. Molekular-Psychologie. — Entwicklung des psychischen Lebens im Protistenreich. — Zusammentassung der Ergebnisse. Tafelerklärungen.

**Vries,** Hugo de, ord. Prof. der Botanik an der Universität Amsterdam, **Intracellulare Pangenesis.** 1889. Preis: 4 Mark.

—— **Die Pflanzen und Thiere in den dunkeln Räumen der Rotterdamer Wasserleitung.** Bericht über die biologischen Untersuchungen der Crenothrix-Commission zu Rotterdam vom Jahre 1887. Preis: 1 Mark 80 Pf.

**Weismann,** August, Professor der Zoologie an der Universität Freiburg i. Br., **Amphimixis** oder **Die Vermischung der Individuen.** Mit 12 Abbildungen im Text. 1891. Preis: 3 Mark 60 Pf.

—— **Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.** Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Mit einem Atlas von 24 Tafeln und 21 Figuren in Holzschnitt. 1883. Preis: 66 Mark.

—— **Aufsätze über Vererbung** und verwandte biologische Fragen. Mit 19 Abbildungen im Text. 1892. Preis: 12 Mark.

Inhalt: Ueber die Dauer des Lebens (1882). — Ueber die Vererbung (1883). — Ueber Leben und Tod (1884). — Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung (1885). — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie (1886). — Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung (1887). — Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften (1888). — Ueber die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen (1889). — Ueber den Rückschritt in der Natur (1889). — Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (1889). — Bemerkungen zu einigen Tagesproblemen (1890). — Amphimixis oder die Vermischung der Individuen (1891).

—— **Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize.** 1894. Preis: 2 Mark.

—— **Ueber Germinal-Selection.** Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. 1896. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.